AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT ZU LEIPZIG

KREISLAUF UND HERZSCHLAG BEI PYROSOMA GIGANTEUM

NEBST BEMERKUNGEN ZUM LEUCHTVERMÖGEN

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE EINER
HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTAT
DER UNIVERSITÄT ZU LEIPZIG

VORGELEGT VON

FRITZ BURGHAUSE
AUS ZERBST i. A.

MIT 5 FIGUREN, 9 TABELLEN IM TEXT UND 2 TAFELN

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1914

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren CHUN und PFEFFER.

Leipzig, den 22. Juli 1913.

Der Procancellar
LE BLANC

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CVIII, Heft 3.

Kreislauf und Herzschlag bei Pyrosoma giganteum nebst Bemerkungen zum Leuchtvermögen.

Von

Fritz Burghause

aus Zerbst i. A.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 5 Figuren, 9 Tabellen im Text und Tafel XV u. XVI.

Inhalt.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Leipzig unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Chun angefertigt. Die Untersuchungen beziehen sich lediglich auf Anatomie und Physiologie der Blutgefäße und des Herzens, während die Entwicklung des pulsierenden Organs unberücksichtigt bleibt. Die sich anschließenden Angaben über das Leuchtvermögen von *Pyrosoma* konnten wegen Materialmangels sich leider nicht umfangreicher gestalten. Meinem hochverehrten Lehrer sei an dieser Stelle mein herzlichster Dank ausgesprochen für das stets entgegengebrachte Wohlwollen und für die trefflichen Ratschläge, mit denen er mir bei den Untersuchungen zur Seite stand.

Ein dreimonatlicher Aufenthalt im Musée Océanographique zu Monaco und folgendes viermonatliches Arbeiten in der russischen zoologischen Station an der Bucht von Villafranca gestatteten mir, Kolonien jeden Alters lebend zu untersuchen, sowie zu histologischen Zwecken hinreichendes Material selbst zu konservieren. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Direktor des Musée Océanographique, Herrn Dr. Richard, sowie dem Leiter des Laboratoire Russe, Herrn Professor von Davidoff aufrichtig zu danken für den überlassenen Arbeitsplatz, für das Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten, und für ihre Bemühungen um das oft schwierige Beschaffen von ganz jungen Kolonien, welche nur mit dem Vertikalnetz aus größeren Tiefen zu erhalten sind.

Gute Resultate zeitigte besonders Konservierung mit Sublimat-

Essigsäure-Gemischen mit folgendem langsamen Überführen in Alkohol. Konservierung mit FLEMMINGscher Lösung empfiehlt sich für das Studium der Herzstruktur; das zarte Bindegewebe, in dem die Gefäße verlaufen, zerreißt freilich dabei oft. Die Aufbewahrung geschah in 80%igem Alkohol. Zur Anfertigung von Schnitten wurden die Embryonen mit Hilfe von Nelkenölcollodium eingebettet. Die größeren Objekte kamen aus Xylol oder Chloroform in 60grädiges Paraffin. Die Färbung der 3—6 μ dicken Schnitte geschah mit Hämatoxylin nach DELAFIELD oder am besten nach HEIDENHAIN mit oder ohne Nachtinktion durch Lichtgrün oder Orange-G.

Ascidiozoid.

Gefäße und Kreislauf.

Historisches.

Von den ältesten Untersuchern der Pyrosomen macht zuerst SAVIGNY (1820) die Angabe, daß ihr Blutgefäßsystem ähnlich dem der Ascidien ist. Weiteres finden wir bei HUXLEY (1851), der erwähnt, daß die Hoden lose in einer Ausdehnung des Gefäßsystems liegen, vom Blute umspült. 1860 erweiterte er seine Angaben, indem er von drei Hauptkanälen, einem ventralen, dorsalen und peripharyngealen spricht; vorn bildet nach ihm zwischen dem dorsalen und ventralen Gefäße die pharyngeale Bahn, in der Mitte die Kiemengefäße und im hinteren Teile des Tieres die Eingeweidekanäle die Verbindung. NEUMANN (BRONN) macht die Angabe: »Zu diesem (dem peripharyngealen) Kreislauf zählen schließlich auch die Mundtentakeln mit dem großen Ventraltentakel, in dessen bläschenförmig erweiterter Basis denn auch stets zahlreiche Blutzellen angetroffen werden, von denen JOLIET (1888) und SALENSKY (1892) annehmen, daß sie den Tentakel zum vollständigen Verschluß der Mundöffnung strecken und aufrichten können«.

Methode.

Leider erwies es sich als vollkommen unmöglich, selbst bei den größten Individuen von *Pyrosoma giganteum* Injektionen zustande zu bringen, weil sogar die feinsten Glaskanülen, nachdem sie durch den Cellulosemantel geführt sind, das zarte Gewebe zerreißen. Schnittserien geben zwar Aufschluß über den Verlauf der größeren Kanäle im Bindegewebe, machen aber die Verfolgung kleinerer Gefäße dadurch unmöglich, daß selbst bei sorgfältiger Konservierung und Überführung das feine Bindegewebe ungemein leicht reißt und folglich unregel-

mäßige und zahlreichere Lückenräume zeigt, als im Leben vorhanden sind. Die besten Ergebnisse zeitigte die Beobachtung des lebenden Materials, ohne daß auch dabei die feineren Verzweigungen und feinsten Kanälchen festzuhalten waren. Vitalfärbungen zur Darstellung der Körperflüssigkeit schlugen fehl.

Nach Harless (1874, Bronn) wird das Blut bei *Ascidia mammillata* und nach Krukenberg (1860) und Giard (1896) bei *Asc. mentula* und *Asc. fumigata* tiefblau, bzw. dunkelgrün, sobald es mit Luft oder Kohlensäureblasen in Berührung kommt. Versuche, durch Durchlüftung des Wassers mit Kohlensäure eine Dunkelfärbung des farblosen *Pyrosoma*-Blutes zu erzielen, ergaben negative Erfolge, weil keine Farbänderung eintrat und außerdem die einzelnen Individuen, die im kohlensäurehaltigen Wasser sehr schnell absterben, sich so stark trübten, daß bei nur schwacher Blutverfärbung eine Verfolgung der Kanäle unmöglich wäre.

Was die Nomenklatur anlangt, so ist es hier wie bei Tunikaten überhaupt unzutreffend, mit Lacaze-Duthiers von Arterien und Venen zu sprechen, da das Herz seine Pulsrichtung dauernd wechselt. Bei den meisten Autoren findet sich der Ausdruck Sinus mit der entsprechenden topographischen Benennung für die großen Gefäße, während die kleineren nach den Organen, welche sie verbinden, benannt sind. Die Schwerfälligkeit dieser Nomenklatur muß man mit in Kauf nehmen, wenn man nicht dem Vorgehen Vogt und Yungs sowie Schultzes folgen will, die jedes Gefäß nur nach einem Organ benennen, eine Methode, durch welche beim Vergleich der verschiedenen Ascidien leicht Irrtümer hervorgerufen werden können.

Der Kreislauf von *Pyrosoma* läßt sich auf das von Lahille gegebene Schema der Ascidien zurückführen. Im wesentlichen haben wir einen dorsalen und ventralen Hauptsinus vor uns, welche vorn durch die Gefäße des Kiemenkorbes, hinten durch die den Darm umspülenden Sinus in Verbindung stehen. Das Herz gehört dem ventralen an. Die Gefäße verlaufen in den Lakunen der Leibeshöhle und entbehren mit Ausnahme der Mantel- und Stologefäße besonderer Epithelwandungen. Seeliger (1895) hält es für nicht ausgeschlossen, daß sich hin und wieder in der Nähe des Herzens in den großen Kanälen Mesenchymzellen zur streckenweisen Endothelbildung fixieren.

1. Der Hypobranchial- oder Ventralsinus.

Dieser starke Gefäßstamm (s. v. Taf. XV, Fig. 1, Taf. XVI, Fig. 1, 2 s. v.) entspringt aus dem vorderen Herzostium, also ventral rechts

vom Endostyl, und zieht sich ventral und seitlich von letzterem bis zur Nähe der Ingestionsöffnung hin. Er teilt sich kurz nach seinem Austritt aus dem Herzen in mindestens drei Hauptkanäle, von denen der mediane (s. v. m. Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2) genau ventral vom Endostyl, die beiden andern (s. v. l.) symmetrisch zum medianen seitlich, zum Teil direkt vom Entoderm begrenzt, verlaufen. Bei älteren Tieren sind die lateralen Stränge durch eingewuchertes Bindegewebe noch einmal in je zwei Kanäle geteilt (Taf. XVI, Fig. 1) in der Weise, daß die dem Endostyl zugewandten die kleineren sind. Die allmähliche Einwucherung von Bindegewebe ließ sich bei manchen Schnitten verfolgen, und vielfach ist in einem der Lateralgefäße der Prozeß noch im Gange. Das Studium des Lebenden lehrt, daß sämtliche Ventralstämme durch feine Kanälchen in Verbindung stehen und von ihnen überaus spärliche, enge Abzweigungen in das Bindegewebe zwischen Ectoderm und den Peribranchialräumen gehen. Der engste Kanal kurz nach der Verzweigung ist der unpaare, doch verjüngen sich die Lateralstränge distal so stark, daß ihr Lumen am vorderen Endostylende kleiner als das des Mediankanals ist. Von letzterem werden am Flimmerbogen zwei symmetrische Äste als peripharyngealer Kreislauf abgegeben, welche die schwachen Enden der lateralen Ventralstämme aufnehmen (Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2). Ein nur geringer Teil der Körperflüssigkeit strömt median im präbranchialen Teil des Ventralgefäßes (s. v. p. Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2) in der alten Richtung über den Flimmerbogen hinaus und verliert sich unterhalb und an der Mundkrause in zahlreiche feinste Verästelungen.

Ich muß an dieser Stelle auf ein Organ kurz eingehen, dessen Funktion bisher vollkommen verkannt worden ist, nämlich auf den Ventraltentakel (Taf. XV, Fig. 1). Ich entnehme Neumann (Bronn) folgende Angaben über ihn: »Sehr oft erscheint er dorsal gerichtet. Er ist stets hohl und an seiner Basis blasig erweitert. Er umschließt einen Teil der primären Leibeshöhle, und in der basalen Erweiterung trifft man auch stets Blutzellen in großer Menge an, die allerdings in ihrem histologischen Charakter von den in andern Teilen der Leibeshöhle flottierenden erheblich abweichen.« Ussow (1876) faßt ihn auf Grund letzter Tatsache und des herantretenden starken Nervenastes als ein Gehörorgan, seine bläschenförmige Erweiterung als Gehörblase auf. Joliet (1888) und Salensky (1892) sprechen die Vermutung aus, daß die wechselnde Blutmenge in ihm abwechselnd Strecken und Erschlaffen verursacht, so daß der geschwellte Tentakel die Ingestionsöffnung völlig verschließt. Neumann meint: »Der Ventraltentakel und

die übrigen Mundtentakel können aber zweifellos durch Muskeln bewegt werden.« Dieser Autor rechnet den Ventraltentakel zum Bereiche des peripharyngealen Sinus. Tatsächlich liegt er indessen nahe den letzten Verästelungen des Ventralsinus.

Bei konserviertem Material ist das fragliche Organ stets in die Ingestionsöffnung eingezogen, der Ventralwand derselben mehr oder weniger genähert. Bei dem ersten lebenden Material, das mir zugänglich war — es handelte sich durchweg um junge Kolonien — nahm er unbeweglich die gleiche Lage ein. Allein schon hier zeigte sich, daß von einem Schwellen durch Blutzufuhr keine Rede sein kann. Die geringe Blutmenge, welche infolge des Mangels eines stärkeren Gefäßes überhaupt die Ingestionsöffnung erreicht, und das in den feinen Verästelungen überaus behinderte Strömen machen ein Schwellen des Organs zur Unmöglichkeit. Wenn die Verfolgung der Blutkörperchen in diesen Kapillaren wegen ihres häufigen zeitweisen Fixierens auch einigermaßen erschwert wird, so dringen doch zweifellos nie Blutzellen in den Ventraltentakel ein, und die Zellen seiner erweiterten Basis verlassen nie ihren Ort, um als Mesenchymzellen im Blutstrom zu flottieren.

An ganz frischen, in der Nähe des Laboratoriums gefangenen, großen Kolonien machte ich sodann den wichtigen Befund, daß das fragliche Organ im Normalzustande überhaupt nicht in die Ingestionsöffnung eingestülpt ist, sondern aus ihr frei in das umgebende Wasser hinausragt. Jede direkte Berührung der Tiere oder Wasserbewegungen veranlassen sein sofortiges Zurückziehen in die präbranchiale Zone des Kiemendarms, und so erhält er die Stellung, welche er an konserviertem Material aufweist. Gleichzeitig verengt sich die Ingestionsöffnung bis zum völligen Verschluß. Behutsames Berühren des ausgestreckten Tentakels mit einem Haar bei einem Individuum, das zapfenförmig weit über die Kolonieoberfläche hervorsteht, veranlaßt allein dieses zum sofortigen Einklappen. Liegen die gereizten Tiere tiefer in den gemeinsamen Zellulosemantel eingesenkt, so zeigen die Nachbarindividuen dieselbe Reaktion, da beim Verschluß der Ingestionsöffnung durch das gereizte Tier ein Zug in der Cellulose entsteht, welchen die Nachbarindividuen empfinden. In der Gefangenschaft nimmt die Reizbarkeit des Tentakels bald ab. Demnach dient der Ventraltentakel bei *Pyrosoma* keineswegs zum Versperren der Mundöffnung, sondern er ist ein zum mindesten für mechanische Reize sehr emfindliches Sinnesorgan, welches die Besitzer vor Eindringen von Fremdkörpern und Feinden schützt.

Der Mechanismus des Ventraltentakels wird durch Muskeltätigkeit vermittelt. Die latente Reizzeit ist der Beobachtung nicht zugänglich. Der Umstand, daß seine Bewegung durch die Sistierung des gesamten Kreislaufs zur Zeit der Wechselpausen nicht aufgehalten wird, zeigt gleichfalls seine Unabhängigkeit vom Blutdruck. Das Wiederhervortreten gleichzeitig mit der allmählichen Öffnung der Ingestionsöffnung erfolgt wie das Einklappen in nur einer Ebene (dorsoventral). Seitwärts gerichtete oder kreisende Bewegungen konnte ich in keinem Falle konstatieren. Langsam und ruckweise, oft spontan ganz oder ein Stück seines Weges wieder zurückschnellend, richtet er sich, gleichsam vorsichtig tastend, wieder auf, bis er seine normale Stellung wieder erreicht hat, d. h. bis die Muskeln, die sein Einziehen verursachen, wieder völlig erschlafft sind. Dafür, daß das Organ nur temporär durch Muskeltätigkeit eingezogen wird, sprechen meine Beobachtungen an Tieren, die eines natürlichen Todes in der Gefangenschaft gestorben und aus dem Cellulosemantel herausgefallen sind. Bei ihnen allen zeigt infolge der Muskelerschlaffung der Tentakel seine charakteristische normale Stellung, nämlich aus der Ingestionsöffnung in das umgebende Wasser hervorragend.

2. Der Stolonensinus.

Vom Hypobranchialsinus zweigt sich zwischen dem vorderen Herzende und der Stelle seiner Teilung ein schwächerer Sinus ab, welcher den Stolo prolifer ernährt (s. st. Taf. XV, Fig. 1). Da der Stolo etwas analwärts vom vorderen Herzende hervorknospet, muß das ihn versorgende Gefäß ein wenig nach hinten umbiegen, bis es den vom Endostyl her in den Stolo eintretenden Entodermfortsatz erreicht. Es tritt dann aus dem Bindegewebe heraus in die Lücke zwischen Ectoderm und Entoderm, das Nervenrohr bespülend, durchläuft die ganze Knospungszone, kehrt am distalen Ende um, wo die Entoderm- und andern Röhren (Neumann, 1913) nicht bis zum Ectoderm reichen, und tritt in das Mutterindividuum durch die zweite Blutbahn zurück, deren Grenzen durch das Ectoderm und den Geschlechtsstrang einerseits sowie durch Entoderm, Peribranchialröhren, sowie Pericardstrang anderseits gegeben sind (Taf. XVI, Fig. 9). Nach kurzem Verlauf im mütterlichen Bindegewebe gelangt er vereint mit dem Visceralgefäß durch das hintere Herzende in das pulsierende Organ. Mit der Entwicklung der Knospen, welche am distalen Stoloende einsetzt, wird der Blutkreislauf natürlich komplizierter. Die Ausbildung der Kanäle in den Knospen zu verfolgen, liegt außerhalb des Rahmens dieser Unter-

suchung. Sie ist im wesentlichen durch die sukzessive Organbildung, wie sie von SEELIGER (1889) und NEUMANN (1913) eingehend beschrieben ist, charakterisiert.

Ob der Stolonensinus an beiden Herzenden als selbständiges Gefäß aus dem Herzen entspringt, läßt sich ohne Injektionen schwer feststellen. Ich glaube indessen, daß sein eventuell gesondertes Entspringen erst sekundärer Natur sein kann, indem ursprünglich jedem Herzostium nur ein einziger kräftiger Kanal entspringt, welcher sich kurz nach seinem Austritt in mehrere zerteilt, und alsdann das Bindegewebe von der Gabelungsstelle dem Herzende entgegenwuchert.

3. Der peripharyngeale Sinus.

Unter peripharyngealem Sinus (s. per. Taf. XV, Fig. 1; Taf. XVI, Fig. 2) verstehe ich allein die geschlossene Blutbahn, welche sich vom Hypobranchialsinus am vorderen Endostylende abzweigt und deren symmetrische Hälften, dem beiderseits vom Kiemendarm geschwungen verlaufenden Flimmerbande folgend, sich am Ganglion in den Dorsalsinus ergießen. Die weiter oralwärts gelegenen Partien gehören nicht zu seinem Bereiche. Es werden von ihm die beiden Leuchtorgane umspült, bei denen er so stark erweitert ist, daß er die ganze Breite dieser in der Längsrichtung der Tiere oft recht ausgedehnten Organe einnimmt.

4. Die Visceralsinus.

Aus dem Herzhinterende entspringt ein starker Blutstrom, welchem die Versorgung der Eingeweide obliegt. Es ist mir nur möglich, in gröberen Zügen ein Bild dieser Sinus zu entwerfen, da über ihre feinen Verästelungen allein Injektionen Aufklärung verschaffen können. Bei sehr jungen Individuen, die noch durch den Stolo mit dem Muttertiere zusammenhängen, wird der Visceralsinus durch einen einzigen mächtigen Kanal repräsentiert, der sich im Bindegewebe an der Umbiegungsstelle des Darmkanals zwischen Magen und Enddarm einschiebt, ohne nennenswerte Verästelungen auf der linken Seite von Magen und Ösophagus verläuft und schließlich in den Dorsalsinus übergeht. Im Alter gestaltet sich indes sein Verlauf komplizierter. Mit der zunehmenden Unabhängigkeit der Knospe vom mütterlichen Individuum und der notwendig werdenden Selbsternährung verästelt er sich, so daß bei erwachsenen Individuen der Mitteldarm, die Region der darmumspinnenden Drüse und der Enddarm ringsum von mehreren parallel verlaufenden, unter einander kommunizierenden Gefäßen umspült wird, welche sich am Magen in feinste Lacunen auflösen. Stets bleibt dabei der

ursprünglich linksseitige Verlauf des jungen Visceralgefäßes dadurch angedeutet, daß auf dieser Seite ein schnelleres Strömen des Blutes zu beobachten ist als in den rechtsseitigen Verästelungen. Deren allmähliche Vereinigung findet am Vorderdarm statt und zwar zu zwei denselben begleitenden Kanälen (Taf. XV, Fig. 1), deren linker als der ursprüngliche ein weiteres Lumen aufweist. — Eine weitere Komplikation erfährt der Eingeweidesinus mit der Ausbildung des Geschlechtsapparates. Dieser wölbt ventral, etwas nach hinten von der Darmschleife in der Leibeshöhle liegend, die Körperwandung bruchsackartig vor, und es liegt das Ovar stets rechts, dicht hinter dem Hoden. Huxley (1850, 1861) erwähnt, daß die Hoden in einer Ausdehnung des Gefäßsystems liegen, macht aber keine Angaben über den Zusammenhang mit dem Herzen und den übrigen Blutgefäßen.

Nach der völligen Ausbildung der Geschlechtsorgane erscheint der dem hinteren Herzende entspringende starke Gefäßstamm kurz nach seinem Austritt in zwei Kanäle geteilt (Taf. XV, Fig. 1). Der schwächere Ast verläuft innerhalb der Darmschleife, dann links am Magen entlang und mündet am Beginn des Ösophagus in den Dorsalsinus. Dieses Gefäß, es sei »Sinus stomaco-intestinalis« genannt, gibt am Intestinum und Magen nur spärliche Äste ab. Die Hauptmenge des dem hinteren Herzende entströmenden Blutes tritt zum Zwitterapparate, sich links dem Hoden, rechts dem Ei zuwendend. Die Stärke der Blutversorgung der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen ist abhängig von ihrem jeweiligen Reifezustand. Die Ei und Hoden umspülenden Kanäle vereinigen sich zu einer einzigen Blutbahn, welche etwas links der Medianebene die bruchsackartige Ausstülpung verläßt, um sich dem Magen zuzuwenden. Hier spaltet sich das Gefäß, der »Sinus stomacogenitalis«, in zahlreiche Verästelungen, welche mit denen des Sinus stomaco-intestinalis kommunizieren und den Magen vollkommen umgreifen. Die Hauptkanäle verlaufen auch in diesem Falle links des Magens. Am Ösophagus findet die allmähliche Wiedervereinigung der den Magen umspülenden Kanälchen statt, und die zwei den Ösophagus begleitenden Äste (Taf. XV, Fig. 5) treten zur Bildung des Dorsalsinus zusammen.

5. Der Dorsalsinus.

Er entsteht aus der Vereinigung der Visceralkanäle am Ösophagusbeginn und zieht sich dorsal im Bindegewebe zwischen Ectoderm und dem Kiemendarm annähernd parallel zum Ventralsinus dahin (Taf. XV, s. d. Fig. 1). In seinem Bereiche liegen die dorsalen Mesenchymzell-

haufen, welche nach den verschiedensten Deutungen von Seeliger neuerdings als blutbildendes Organ angesprochen werden. Leider ist es mir nicht gelungen, durch Beobachtung des Lebenden diese Deutung bestätigen zu können. Es setzen sich nämlich die Blutzellen oft an den dorsalen Zellhaufen vorübergehend fest, und bei der großen Ähnlichkeit der Blutkörperchen mit den Zellen des Dorsalorgans ist es, zumal da die Körperflüssigkeit in dem weiten Dorsalsinus sehr schnell fließt, überaus erschwert, in einer sich eben loslösenden Zelle ein fixiert gewesenes Blutkörperchen oder eine losgelöste Mesenchymzelle des fraglichen Organs mit Sicherheit zu erkennen.

Wie am Ventralsinus lassen sich auf Querschnitten (Taf. XVI, Fig. 4, 3) klar drei dorsale Kanäle erkennen, welche in der Region der dorsalen Zellhaufen meist verschmolzen erscheinen. Die zwei kleineren, rechts und links symmetrisch gelegen, verlaufen im Bindegewebe dicht an den Endigungen der Kiemenquergefäße entlang und geben Blut in diese ab. Außerdem kommunizieren sie durch feine Kanälchen mit dem großen Mediankanal, welcher dorsal von dem blutbildenden Organ verläuft. Bei alten Tieren finden sich auch ventral unter- und innerhalb der Mesenchymzellhaufen Lückenräume, deren Auftreten keiner Gesetzmäßigkeit unterliegt, und es erscheint das Gefäß durch einwucherndes Bindegewebe an seinen Konturen vielfach unregelmäßig und zackig zerrissen. Seeliger nimmt an, daß das Bindegewebe bei Tunikaten während der ganzen Lebenszeit der Tiere wächst und sich verändert und daß demzufolge die Lakunen nicht unwandelbar die gleichen bleiben können, sondern auch in alten Individuen sich größere Sinus verengen und neue sich bilden dürften. Die runde bis ovale mediane Röhre versorgt dann das Ganglion nebst der Flimmergrube, gibt hier den peripharyngealen Sinus ab und zieht sich als präbranchialer Teil des Dorsalgefäßes (s. d. pr. Taf. XVI, Fig. 1) unter allmählicher Verengung und Abgabe von Kanälchen zur Ingestionsöffnung, um sich in der Region der Mundkrause in feinste Verästelungen aufzulösen. Auch das Dorsalgefäß kann stellenweise direkt vom Entoderm begrenzt werden.

Einzugehen wäre an dieser Stelle noch auf die Rückenzapfen, Ausstülpungen der dorsalen Kiemendarmwand, welche zum Bereiche des Dorsalsinus zu rechnen sind. Neumann (Bronn) sagt: »Es sind hohle, fingerförmige Ausstülpungen in der Medianebene des dorsalen Epithels, welche als solche Teile der dorsalen Leibeshöhle umschließen und daher vereinzelt Blutzellen führen.« Bei Seeliger (Bronn) finden wir für die eigentlichen Ascidien folgende Angabe (S. 353): »Die Zapfen umschließen Divertikel der primären Leibeshöhle, enthalten ein mehr

oder weniger zellenreiches Bindegewebe und Blutbahnen und bewirken dadurch eine Vergrößerung der atmenden Oberfläche«. Daß der Zweck dieser tentakelförmigen Organe bei *Pyrosoma* sicherlich nicht in einer Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche besteht, zeigt die Beobachtung, daß nicht in einem einzigen Falle Blutkörperchen aus den Dorsalkanälen in sie eintraten; sie erschienen stets durch Bindegewebe und Dorsalgefäß vollkommen abgeschlossen. Dorsoventral geführte Querschnitte durch das Tier, stark mit Plasmafarbstoffen tingiert, bestätigen die Beobachtung am Lebenden und zeigen, daß die Rückenzapfen mit Bindegewebe vollkommen angefüllt sind (Taf. XVI, Fig. 4).

In dem dorsalen Sinus nehmen die Mantelgefäße (Taf. XV, Fig. 1 *mg*) ihren Ursprung, hohle Ausstülpungen des Körperectoderms ohne auskleidendes Bindegewebe, welche sich je nach der Lage der Individuen im Stocke weiter oder kürzer in den Mantel hineinerstrecken. Sie entspringen trichterförmig in der Gegend des hinteren Endes der dorsalen Zellhaufen und sind am besten entwickelt bei den Individuen, welche dem Sphincter der Kolonie benachbart sind. Sie durchsetzen denselben hier überaus dicht in radiärer Anordnung. Die histologischen Verhältnisse der Mantelgefäße, ihre Ausbildung und Verteilung im *Pyrosoma*-Stocke, sind durch Seeliger (1895) und Neumann (Bronn) eingehend erörtert worden. Es erübrigt sich, an dieser Stelle näher darauf einzugehen. Erwähnt sei, daß alle sekundären Ascidiozooide nur ein, die vier primären indessen je zwei Mantelgefäße besitzen. Eine prinzipiell verschiedene histologische Beschaffenheit oder Funktion zwischen beiden existiert nicht.

6. Die Gefäße des Kiemenkorbes.

Bisher unterschied man Längs- und Quergefäße des Kiemenkorbes und bezeichnete damit die längs der Kiemen über Quergefäße und Spalten verlaufenden Rippen und andrerseits die hohlen Stücke des Kiemendarms, welche zwischen den Kiemenspalten liegen. Meinen Befunden nach verdienen den Namen Gefäße im Sinne von Blutgefäßen allein die parallelen, dorsoventral verlaufenden Quergefäße, durch welche die Verbindung der lateralen Dorsal- und Ventralbahnen zustande kommt. Ihre Anzahl wächst mit der Ausbildung der Kiemen bis zu einem gewissen Grade. Ihr Lumen ist so eng, daß Zusammenballungen von mehreren Blutkörperchen, welche sich in absterbenden Tieren reichlich vorfinden, nicht in sie eintreten können. Nie vermochte ich indessen flottierende Mesenchymzellen in den Längsgefäßen zu entdecken. Es ist freilich an der Verbindungsstelle von jedem Quer-

und Längsgefäß insofern zur Verschmelzung gekommen, als keine celluläre Scheidewand zwischen beiden besteht, allein das die Quergefäße auskleidende, in den Längsgefäßen fehlende Bindegewebe scheint an der Verwachsungsstelle die Hohlräume beider zu trennen (Taf. XVI, Fig. 6). Wollte man annehmen, daß die Hohlräume der Längsrippen mit denen der Quergefäße in so feiner Verbindung stehen, daß wohl die Lymphe, nicht aber die Blutkörperchen eintreten können, dann müßten sich Fälle beobachten lassen, in denen die Blutkörperchen vor der Öffnung festgehalten und angepreßt würden, d. h. sie müßten sich des öfteren auffallenderweise an der Berührungsstelle von Quer- und Längsgefäß festlegen. Dies war jedoch nie der Fall.

Einzugehen wäre noch kurz auf Unregelmäßigkeiten im Bau der Kieme und dadurch bedingte abnorme Ausbildung der Gefäße. Nicht selten machen die Kiemenblätter den Eindruck, als seien sie zerrissen gewesen und sekundär wieder ausgeheilt. Der Kiemenkorb zeigt streckenweise überhaupt keine Perforation, und meist verschwinden in den betreffenden Regionen auch die Längsrippen. Es schieben sich halbe Spalten zwischen die normalen ein oder es verschmelzen zwei benachbarte streckenweise. Überhaupt zeigen sich statt regulärer Spalten kürzere oder längere und selbst runde Perforationen. Entsprechend ist die Anordnung der Quergefäße, welche dann streckenweise zur Vereinigung gelangen. Es ist hier nicht der Ort, einzugehen auf die Fragen, welche neuerdings von Seeliger (1895), Damas (1904), Julin (1904) und Neumann (Bronn) aufgeworfen sind, ob nämlich diese Unregelmäßigkeiten durch sekundäre Einschiebung neuer Spalten zwischen die normalen oder durch Querteilung der letzteren entstehen und welchen morphologischen Wert die Querspalten der Pyrosomenkieme haben. Merkwürdigerweise zeigen meist beide Kiemenblätter eines Individuums und einzelne Kolonien in besonderer Häufigkeit derartige Abnormitäten, so daß die Annahme einer Vernarbung nach erhaltener Verletzung zurücktreten muß gegenüber der, daß besondere Lebensbedingungen die Tiere zu diesen Bildungen zwangen.

7. Die Gefäße der Egestionsöffnung.

Die Versorgung der Egestionsgegend mit Körperflüssigkeit geschieht wie an der Ingestionsöffnung durch zwei Gefäße (Taf. XV, Fig. 1 *s.an.*). Durch ihre Schwäche wird ihre Auffindung einigermaßen erschwert, zumal die Kloakalmuskeln und das koloniale Muskelsystem bei dicker geschnittenen Streifen das Bild stark trüben. Am vorderen Herzende zweigt sich von dem kräftigen Ventralsinus ein zweiter schwa-

cher Kanal ab, welcher sofort nach hinten umbiegt und, sanft links sich wendend, ventral vom Herzen dicht unter dem Ectoderm und dann bei alten Tieren linkerseits an der Aussackung, welche die Geschlechtsorgane beherbergt, vorbei zur Egestionsöffnung hinläuft. Hier verzweigt er sich in feinste Lakunen, welche sich dorsal wieder zu einem einzigen Kanale vereinigen, der oralwärts das Blut zurückführt und mit leichter ventralwärts gerichteter Biegung in das hintere Ende des Dorsalsinus endet. Ein besonderes Versorgen der Muskeln der Egestionsöffnung mit Blut findet wie bei den Nerven der Ingestionsöffnung nicht statt.

Der Kreislauf des Blutes in den Gefäßen.

Vergegenwärtigen wir uns nach diesen Betrachtungen kurz die Bewegung der Körperflüssigkeit bei der Herztätigkeit in einer bestimmten Richtung. Das Herz pulsiere bei einem Individuum mit Stolo und entwickelten Genitalorganen in der Richtung von hinten nach vorn.

Die gesamte Blutmenge, welche das vordere Herzende verläßt, verteilt sich dann so, daß die kleinste Menge in das zur Egestionsöffnung führende Gefäß eintritt, daß etwas mehr durch den mittelstarken Sinus in den Stolo fließt und daß der Hauptteil von den Ventralkanälen aufgenommen wird. Nur wenig Flüssigkeit nimmt ihren Weg von letzteren durch die Kiemenquergefäße, die Hauptmenge durchströmt namentlich vom ventralen Mediankanal aus die zwei Schenkel des peripharyngealen Sinus mit einigem Aufenthalt an den Leuchtorganen bis zum Eintritt in das Dorsalgefäß in der Gegend des Centralnervensystems. Der Rest des Blutes aus dem Ventralsinus, je nach der Ausbildung der präbranchialen Körperzone mehr oder weniger, fließt langsam über das Ende des Endostyls hinaus und verliert sich in den feinen Lacunen der Ingestionsregion. Infolge der Saugwirkung des Herzschlauches wird es wieder versammelt zu dem präbranchialen Dorsalsinus, der am Ganglion eine plötzliche Blutbereicherung erfährt durch den peripharyngealen Sinus, und passiert nun die Dorsalgefäße, deren laterale Stränge das aus den Kiemen tretende Blut aufnehmen. Blutverlust oder Zunahme durch das abgehende Mantelgefäß kommt nicht in Betracht, da in ihm die Körperflüssigkeit stagniert und nur durch die Kontraktion seiner Muskel und dadurch verursachte Verkürzung und Verengung des Lumens schwach bewegt wird. Es liegt auf der Hand, daß dadurch die von Neumann vermutete Auswanderung von Mesenchymzellen in die umgebende Cellulose begünstigt wird. Zur Respiration tragen indessen die Mantelgefäße nicht bei.

Am Ansatz des Ösophagus wird alsdann die oralwärts strömende geringe Blutmenge des dorsalen Egestionsgefäßes aufgenommen, und beide vereint ergießen sich in das den Darmkanal einfassende Bindegewebe. Die kleinere Blutmenge strebt durch das Stomaco-Intestinalgefäß, alles übrige durch den Sinus stomaco-genitalis, den Geschlechtsapparat passierend und die Hodenläppchen mit jedem Pulsschlage bewegend, dem hinteren Herzende zu, kurz vor welchem das aus dem Stolo zurückkommende Blut sich mit ihm vereinigt.

Bei der umgekehrten Herzperistaltik verläuft der Blutstrom in sämtlichen Gefäßen in der umgekehrten Richtung.

Die Schnelligkeit des Blutstromes ist abhängig von der Energie der Herztätigkeit. Infolge der wellenförmigen Herztätigkeit zeigt die Bewegung der Körperflüssigkeit keine Kontinuität, insofern die Blutmasse mit jeder ablaufenden Welle ein Stück vorwärtsgetrieben wird, um dann einen Moment ihre Bewegung zu sistieren oder in den größeren Kanälen nach dem Ablaufen jeder Pulsation sogar ein Stückchen zurückzufließen. Bei künstlich gesteigerter Herztätigkeit (S. 475 ff.) entzieht sich dieser Vorgang der Beobachtung. Die Bewegungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Körperregionen desselben Individuums ist proportional der Weite der Kanäle. Es kommt natürlich in den Verästelungen am Darm und vor allen Dingen an den Körperöffnungen, ferner an den Leuchtorganen und dorsalen Zellhaufen infolge der engen oder der unregelmäßigen Konturen der blutführenden Bindegewebslakunen zu einer zeitweisen Fixierung der flottierenden Mesenchymzellen.

Vergleich des Gefäßverlaufes bei Pyrosoma mit den eigentlichen Ascidien und Salpen.

Vom Schema LAHILLES (1890) weicht der Pyrosomenkreislauf dadurch ab, daß das Herz weiter nach hinten als im Schema gelagert ist, so daß die seinem hinteren Ende entspringenden Sinus sich fast sofort nach ihrem Austritt dorsalwärts wenden. Das extreme Stadium der *Polyclinidae*, bei welchem das pulsierende Organ am Hinterende des Gesamtkörpers liegt und beide Herzenden nach vorn gekrümmt sind, wird von *Pyrosoma* noch nicht erreicht.

In der histologischen Beschaffenheit der Blutgefäße steht *Pyrosoma* den Synascidien am nächsten. Bei allen Tunikaten sind die Blutgefäße diejenigen Teile der primären Leibeshöhle, welche durch das gallertige Bindegewebe nicht ausgefüllt sind und die Körperflüssigkeit

führen. Das bindegewebige Füllgewebe fehlt allein den Appendicularien, bei denen sich die Körperflüssigkeit direkt in der Leibeshöhle bewegt. Daß die Füssigkeitsbahnen bei *Pyrosoma* teilweise nicht völlig im Bindegewebe liegen, sondern, ähnlich wie es bei Synascidien vorkommt, direkt vom entodermalen Epithel begrenzt werden, wurde bereits hervorgehoben.

Bei den Monascidien als den größten Formen der Tunikaten kommt es besonders in den größeren Gefäßen, allein auch zuweilen in den kleineren Bahnen in der Hauptsache durch sich der Gallerte anlegende, hindurchgewanderte Zellen des Bindegewebes, auch wohl durch ein Fixieren und Aneinanderlegen amöboider Blutzellen zur Ausbildung feiner Epithellamellen. Die kleineren Synascidien entbehren meist derartiger Bildungen wie die Pyrosomen. Ebenso fehlen Muskeln, wie sie in den großen und auch kleineren Gefäßen der Monascidien und in den größeren Gefäßen der Synascidien vorkommen, im Pyrosomenkörper mit Ausnahme der Mantelgefäße, deren longitudinale Muskulatur direkt von der Körperflüssigkeit bespült wird, wodurch sie den Charakter von Hohlmuskelschläuchen erhalten. Einfache Bahnen sind die röhrenförmigen Mantelgefäße der Synascidien, während bei Monascidien dadurch kompliziertere Verhältnisse geschaffen werden, daß durch eine sekundär einwuchernde Gewebslamelle das Gefäßlumen in zwei Röhren geteilt wird.

Auf Grund der Tatsache, daß die Außenwand der Stolonenblutkanäle der Synascidien wie der Mantelgefäße der Monascidien nur eine Ectodermschicht ist, hat neben andern Forschern namentlich O. Hertwig (1872) die morphologische Gleichwertigkeit zwischen den Stolonen der Syn- und Manteldoppelgefäße der Monascidien ausgesprochen. Dies ist jedoch kaum zulässig, da mit Sicherheit Doppelgefäße bei Monascidien nachgewiesen sind, an deren Bildung das Entoderm im Gegensatz zu allen Stolonen nicht beteiligt ist. Seeliger (Bronn) meint, daß freilich gerade der möglichen entodermalen Bildung der Scheidewand in den Doppelmantelgefäßen bisher zu wenig Aufmerksamkeit zugewandt worden ist. In der Tat ist mit Sicherheit ein Fall bekannt, wo die ectodermalen Mantelgefäße durch eine Entodermlamelle zu Doppelgefäßen werden. Es sind dies die Gefäße in den Haftzotten bei *Ciona intestinalis*. Mit vollem Rechte homologisieren deshalb Roule, Herdmann und Damas die Mantelkanäle von *Ciona* mit den Stolonen der Synascidien, und ich schließe mich dieser morphologischen Gleichstellung auch für die Stolonen bei *Pyrosoma* an.

Bei allen Ascidien finden wir den starken, aus dem vorderen Herzende entspringenden Blutstrom wieder, welcher ventral verlaufend, das Blut der vorderen Körperregion zuführt und, an der Ingestionsöffnung sich in feinste Kanälchen auflösend, verstreicht. Die Tatsache, daß er aus mehreren Parallelstämmen besteht, welche ihrerseits wieder feinere Gefäße abgeben, ist gleichfalls von den Ascidien beschrieben, so bildet z. B. Heller für *Ascidia mentula* und Seeliger für *Botryllus* (Bronn, Taf. VIII, Fig. 5) drei Ventralkanäle ab. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Clavellina* (ibid. Fig. 1). Der Sinus ventralis bei *Pyrosoma* ist homolog dem grand sinus thoracique ou ventral (Milne Edwards), dem sinus branchiocardiaque, sinus branchial inférieur ou ventral (Roule), der aorte branchio-cardiaque oder branchiale (Lacaze-Duthiers), dem Bauchkanal (Vogt und Young), dem Ventralgefäß (Heller), dem great dorsal branchial channel (Hancock) und dem canalis hypobranchialis (Schultze) bei Salpen.

Der bei *Pyrosoma* überaus deutlich entwickelte peripharyngeale Sinus scheint in derselben Mächtigkeit bei Ascidien nicht zu existieren. Die Hauptblutmenge nimmt bei den großen Monascidien ihren dorsoventralen Weg durch die Kiemen, während die Flimmerbogenkanälchen ihnen gegenüber nur untergeordnete Bedeutung besitzen. Hier bestehen sie, dem komplizierten Bau des Flimmerbogens entsprechend, aus vielen kleinen Gefäßen, unter denen ein stärkeres allerdings in unmittelbarer Nachbarschaft der flimmertragenden Zellen des Bogens verlaufen kann (Bronn, Abbildung S. 330). Bei den kleineren Synascidien gewinnt der genannte Sinus an Bedeutung, und es ist naheliegend, anzunehmen, daß seine starke Entwicklung bei *Pyrosoma* durch die in ihm liegenden Leuchtorgane bedingt worden ist, deren intensive Tätigkeit eine ausgebildete Versorgung mit Nährstoffen und Sauerstoff zum Erfordernis macht. Das Homologon zum peripharyngealen Sinus ist bei den Salpen durch die zwei symmetrischen *Vasa oralia* (Nicolai 1908) repräsentiert.

Der starke, dorsal in der Längsachse des Tieres über dem Kiemenkorb verlaufende Sinus der Pyrosomen fehlt bei keiner der untersuchten Ascidien. Überall nimmt er oralwärts an Volumen ab und löst sich dendritisch an der Ingestionsöffnung auf. Synonyma sind sinus dorsal (Milne Edwards), veine du raphé posterior oder vaisseau branchial médian postérieur (Lacaze-Duthiers), sinus viscéro-branchial oder sinus branchial supérieur ou dorsal (Roule), Dorsalstämme (Heller), Eingeweide-Kiemenkanal (Vogt und Yung), great ventral branchial channel (Hancock) und canalis branchialis (Schultze) bei Salpen.

Mehrere parallele Längsstämme sind von den meisten Ascidien bekannt, und nach Seeliger (Bronn) erscheint bei manchen ein großes Längsgefäß »durch eingewuchertes Bindegewebe auf gewissen Strecken in mehrere kleine Blutbahnen aufgelöst«. Zu einer Übereinanderlagerung zweier Dorsalkanäle, wie wir sie aus Hellers Untersuchungen für *Ascidia mentula* kennen, kommt es bei *Pyrosoma* nicht. Nur bei wenigen Ascidien (Gattung *Ascidia*, Heller) verläuft der Dorsalkanal an seinem Hinterende unverästelt bis zum Herzen. In den meisten Fällen liegen die Verhältnisse wie bei *Pyrosoma*, indem sich das Dorsalgefäß an den Eingeweiden in feinste Ästchen auflöst (Dorso-intestinal- und Dorsoventraläste, Bronn), deren Blutinhalt erst durch die Visceralkanäle dem Herzen zugeführt wird.

Die Art und Weise der am Eingeweidekanal erfolgenden Auflösung ist von Lacaze-Duthiers und Delage (1899) bei Cynthideen (*Polycarpa varians, Molgula*) und ganz besonders sorgfältig durch Roule (1884) für *Ciona intestinalis* beschrieben worden. Bemerkenswert ist, daß nach den Erstgenannten von den zwei außer einem dritten medianen rechts und links vom Ösophagus verlaufenden Ästen auch bei *Mogula* der linke der mächtigere sein soll.

Für die großen Ascidien sind Trabekelgefäße bekannt geworden, Kanäle, welche in den die Peribranchialräume durchsetzenden und die Kieme mit der äußeren Leibeswand verbindenden Stütztrabekeln verlaufen und somit eine Kommunikation zwischen den Kiemen- und Leibeswandgefäßen darstellen. Sie fehlen den Trabekeln der Pyrosomen sowie kleinen Synascidien vollkommen. Die bei den größeren Formen in der Leibeswand, also im Bindegewebe zwischen dem Ectoderm und dem äußeren Peribranchial- bzw. Kloakenepithel verlaufenden starken, reich verästelten Gefäße sind bei *Pyrosoma* ja sehr schwach ausgeprägt und deshalb ist eine lacunäre Verbindung zwischen Kieme und Körperwandung überflüssig geworden. Die Trabekeln bei *Pyrosoma* haben demnach allein die Aufgabe zu erfüllen, die Kieme zu stützen. Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle auf eine Bemerkung Seeligers (1895) einzugehen, welcher vermutet, daß den Trabekeln der Pyrosomen eine gewisse Kontraktilität zukommt. Beobachten des lebenden Materials lehrt, daß bei geöffneter Ingestionsöffnung die Trabekeln glattgestreckt die Kieme stützen. Kontrahieren sich die Muskeln der Ingestionsöffnung plötzlich, so entsteht im Innern des Kiemenkorbes ein Überdruck, infolge dessen beide Kiemenblätter auseinandergedrückt werden und sich dem äußeren Peribranchialepithel nähern. In dem Maße, wie das Wasser beim Wiederöffnen abfließt, kehrt die

Kieme wieder in ihren ursprünglichen Zustand zurück und der Trabekel streckt sich. Infolge dieser Verengung der Peribranchialräume müssen sich die Trabekeln verkürzen, und dies geschieht durch Einknickung, welche an besonderen dazu präformierten Stellen erfolgt, nämlich dort, wo die Kerne der langen, spindelförmigen Zellen liegen, welche die Trabekeln bilden. Außer diesem charakteristischen Einknicken beobachtete ich indessen bei fest verschlossnen In- und Egestionsöffnungen, an denen sich keinerlei Bewegungserscheinungen zeigten, ruckende kleinere Bewegungen der Kiemenblätter, welche zweifellos durch aktive Kontraktion der Trabekeln zustandekommen. Es näherte sich nämlich oft, obwohl der Knickwinkel des Trabekels sich vergrößerte, das betreffende Kiemenblatt der äußeren Körperwand. Diese Erscheinung findet nur in der Annahme SEELIGERS ihre Erklärung.

Das Visceralgefäß entspringt bei allen Ascidien aus dem hinteren Herzende als starker, die Eingeweide versorgender Sinus. Die bei *Pyrosoma* beobachteten Verhältnisse nähern sich am meisten den bei *Ascidia*, von ROULE bei *Ciona* und von LACAZE-DUTHIERS bei *Molgula* beschriebenen. In allen diesen Fällen teilt sich das Visceralgefäß in zwei Äste, deren Verlauf bei den genannten Arten indes verschieden ist.

Die Versorgung der Genitaldrüsen läßt keinen allgemeinen Vergleich zu wegen ihrer verschiedenen Anordnung im Reiche der eigentlichen Ascidien. Die Stolonenversorgung ist bei Salpen genau die gleiche wie bei *Pyrosoma* (VOGT 1852). Tentakelblutgefäße und eine direkte Verbindung zwischen den Gefäßen der Kieme und dem Visceralgefäß, wie sie bei *Molgula* und *Ascidia* bekannt sind, fehlen den Pyrosomen ebenso wie die Kanäle, welche den Visceralsinus mit der Leibeswand verbinden. Die Kiemengefäße zeigen gegenüber den Ascidien eine große Vereinfachung.

Nutzen und Bedeutung der periodischen Herzumkehr.

Es ist an dieser Stelle einzugehen auf die Frage, wie sich die Verteilung von Sauerstoff und Nahrung im Pyrosomenkörper durch die umkehrende Herzarbeit gestaltet. ROULE (1884, 1885) war bekanntlich der erste, welcher darauf hinwies, daß die Sauerstoffversorgung im Tunikatenkörper in den verschiedenen Körperregionen innerhalb der entgegengesetzten Herzperioden eine recht verschiedene sein muß, und er baute darauf seine Erklärung für die Herzumkehr im Tunikatenkörper auf. Von späteren Forschern wandte namentlich SCHULTZE (1901) diesem Punkte seine Aufmerksamkeit zu. Er dehnt seine Angaben auch

auf die Versorgung mit Nährstoffen aus, indem er meint, daß »doch wohl auch im Tunikatenkörper das Blut vom Darm resorbierte Nährstoffe aufnimmt«. Da diese SCHULTZEschen Befunde infolge des bei Salpen reduzierten respiratorischen Organs und des direkten Zusammenhanges des Dorsalgefäßes mit dem hinteren Herzende für die eigentlichen Ascidien keine Gültigkeit haben, geht SEELIGER (BRONN, S. 527) auf diese Verhältnisse bei ihnen kurz ein. Diesen Betrachtungen liegt die Idee zugrunde, daß das Blut in der Kieme Sauerstoff, in den Darmlakunen diffundierte Nahrungsstoffe aufnimmt und bei seinem weiteren Verlaufe allmählich an die durchströmten Gewebe abgibt. Allerdings hebt schon SCHULTZE hervor, daß dafür nur dann ein bindender Beweis gefunden werden kann, wenn man aus ein und derselben Körperstelle bei zwei entgegengesetzten Herzperioden Blut entnähme und es einer eingehenden Analyse unterzöge. Das Herz schlage in einem erwachsenen *Pyrosoma* von hinten nach vorne. Ihm entströmt ein sauerstoffarmes, aber an resorbierter Nahrung reiches Blut, welches in erster Linie die Gegend des Endostyls, dann den Stolo, die Kieme, die Leuchtorgane im peripharyngealen Sinus, ferner die ventrale Region der In- und Egestionsöffnung versorgt. In der Kieme und vielleicht auch im peripharyngealen Sinus findet reichliche Aufnahme von Sauerstoff statt, der ihm wieder entzogen wird in der Gegend des Dorsalsinus, vor allem aber in den die Eingeweide umspülenden Kanälen. Die Versorgung mit Nährstoffen ist in diesen Körperteilen gering. Ihre Aufnahme findet erst in den darmumspinnenden Lakunen wieder statt, so daß die Geschlechtsorgane bei verhältnismäßig starkem Sauerstoffmangel reichlich mit Nährstoffen bedacht werden und ins Herz annähernd sauerstoffreies, aber nahrungsreiches Blut eindringt.

Bei advisceralen Pulsen (S. 452) gestalten sich die Verhältnisse folgendermaßen. Dem Stolo, den Geschlechtsorganen und dem gesamten Verdauungstractus steht sauerstoffreiches Blut zur Ausnutzung frei. Die am Verdauungstraktus aufgenommenen Nahrungsstoffe kommen der Dorsalgegend von der In- bis zur Egestionsöffnung zugute. Der ventralen Körperregion stehen diesmal bei beträchtlicher Sauerstoffmenge nur wenig Nahrungsstoffe zur Verfügung. Diese Betrachtungen lassen sich kurz zu folgender Übersicht zusammenstellen.

Aus nebenstehender Tabelle läßt sich unschwer entnehmen, daß allerdings die umkehrende Herzperistaltik die Verteilung von Sauerstoff und Nährstoffen in gewissen Körperregionen günstig beeinflußt. Auffällig ist indessen die Tatsache, daß bei der Annahme, daß nur in den

Bei Pulsen von hinten nach vorn		Körperregion	Bei Pulsen von vorn nach hinten	
Versorgung mit Sauerstoff	Versorgung mit Nahrung		Versorgung mit Sauerstoff	Versorgung mit Nahrung
schwach	stark	Stolo	stark	schwach
»	»	Ventralregion bis Flimmerb.	»	»
»	»	Kieme	schwach	stark
»	»	Leuchtorgane	»	»
stark	schwach	Dorsalregion bis Flimmerb.	»	»
»	»	Darmkanal	stark	schwach
schwach	stark	Geschlechtsorgane	»	»
»	»	Egest. Öffnung	schwach	stark
»	»	Ingest. Öffnung	»	»

Kiemengefäßen Sauerstoffaufnahme stattfindet, bei dem Kreislauf in beiden Richtungen die Gegend der Ingestionsöffnung mit ihren Muskeln und Nerven mit Sauerstoff stets recht stiefmütterlich, mit Nahrung verhältnismäßig reichlich bedacht wird. Dieses Mißverhältnis läßt sich nur dadurch beseitigen, daß man annimmt, daß in der präbranchialen Zone auch durch die innere Epithelauskleidung ein direkter Gasaustausch zwischen dem im Ingestionsraum befindlichen frischen Wasser und den umgebenden Geweben stattfindet. Die Möglichkeit dazu ist dadurch gegeben, daß der präbranchiale Teil des Dorsal- und Ventralgefäßes vielfach direkt am Innenepithel ohne dazwischengschobenes Bindegewebe verläuft. Auffällig ist ferner, daß die im peripharyngealen Sinus gelegenen Leuchtorgane stets besser mit Nahrung als mit Sauerstoff versorgt werden. Die merkwürdigste aus der Tabelle resultierende Erscheinung dürfte jedoch die sein, daß die Egestionsgegend stets stark venöses, jedoch nährstoffreiches Blut erhält. Das Wasser tritt aus dem Innern des Kiemenkorbes durch die Kiemenspalten, wo ihm sein Sauerstoff entzogen wird, in die Peribranchialräume und von hier in die Kloake, von wo es durch das Innere der Kolonie wieder ins Freie strömt. Eine Sauerstoffaufnahme von seiten des Innenepithels aus dem bespülenden Wasser kann so gut wie nicht stattfinden, da es beim Passieren des Tierkörpers den größten Teil seines Sauerstoffgehaltes abgegeben hat. Die Versorgung mit Sauerstoff in der Egestionsgegend muß demnach in der Tat sehr schwach sein.

Diese drei erwähnten Punkte drängen zur Berührung der Frage, welche bereits Krukenberg (1880) für Salpen aufwirft, ob das Blut nicht überhaupt im wesentlichen nutritorische Bedeutung und vielleicht

überhaupt keine respiratorische besitzt. Ich glaube dahin schließen zu müssen, daß der Körperflüssigkeit der Pyrosomen in erster Linie die Aufgabe zufällt, die vom Darm resorbierten Nährstoffe in alle Regionen des Leibes zu führen, wo sie dann in die umliegenden Gewebe transsudieren. Einen untergeordneten respiratorischen Wert des Blutes völlig in Abrede zu stellen, hieße aus Gründen, welche auf S. 470 ff. erörtert werden, zu weit gehen.

Das Herz.

Lage, Form, Histologisches.

Der Entdecker des *Pyrosoma*-Herzens ist Milne-Edwards (1840). Über seine Lage (Taf. XVI, Fig. 8, Taf. XV, Fig. 1) entnehme ich Neumann (Bronn, S. 109): »Es liegt am Hinterende des Endostyls zwischen diesem und der Enddarmschleife, jedoch nicht genau median, sondern etwas nach rechts, und stellt einen cylindrischen, schräg von unten nach oben gerichteten Schlauch mit mäßiger ventraler Krümmung dar.« Da das ursprüngliche Zellbläschen, aus dem das Herz hervorgeht, sich an der dem Kiemendarm zugewandten Seite einstülpt (Seeliger, 1898), sind am pulsierenden Organ zwei Teile zu unterscheiden, wie Fig. 8, Taf. XVI zeigt. Die äußere Wandung, das Pericard (*pc*), schlägt sich am Kiemendarm in die innere, das eigentliche Herz (*hz*), um. Es ist demnach mit van Beneden und Julin (1887) das Herz als viscerales Blatt des Pericards aufzufassen. Die Stelle, wo die Herzwandung jederseits in das Pericard übergeht, die Herzraphe, ist durch eingewuchertes Bindegewebe verschlossen (Fig. 8). Außerdem liegt der Schlitz mit Ausnahme der beiden Herzenden, welche offen bleiben, dem hinteren Kiemendarmepithel dicht an. Bei alten Individuen können sich die Umschlagstellen der Raphe bis zum Verwachsen nähern (vgl. Seeliger 1895).

Die Histologie des Herzens ist von eben genanntem Forscher klargelegt. Das Pericard wird, wie das Herz, von einer einzigen feinen Schicht polygonaler Zellen gebildet. Das Epithel des Herzschlauches scheidet die das innere Lumen bedeckenden Muskeln ab (Taf. XVI, Fig. 7), und zwar bildet jede Zelle mehrere, wohl über die gesamte Herzwand verlaufende Fibrillen. Teilungen derselben konnte ich des öfteren feststellen. Da eine weitere innere Herzschicht, wie sie von Ascidien (membrane anhyste, v. Beneden und Julin, Roule) beschrieben ist, nie existiert, wird die Fibrillenschicht direkt von der Körperflüssigkeit bespült.

Der Zwischenraum zwischen Pericard und Herzwandung ist von einer wasserklaren Flüssigkeit erfüllt. Es gelang mir an lebenden Pyrosomen den allen bisherigen Untersuchern entgangenen, darin schwimmenden Pericardkörper nachzuweisen, welcher bei *Ciona* von HELLER (1875) und ROULE (1884), bei *Ascidia cristata* und *fumigata* von FERNANDEZ (1906) beschrieben und auch bei Salpen (SCHULTZE 1901) beobachtet ist. Er tanzt bei *Pyrosoma* in der Pericardflüssigkeit mit jedem Herzschlage hin und her und liegt, da er mit den Wandungen nicht in Verbindung steht, meist demjenigen Herzende mehr genähert, nach welchem die jeweiligen Wellen verlaufen. Er ist verhältnismäßig selten und findet sich in variierender Größe nur bei älteren Tieren. Da ich ihn auf Schnitten nie wiederfinden konnte, sind mir Angaben über seine histologische Beschaffenheit nicht möglich. Im Leben erweckt er den Eindruck eines Zellkonglomerates. Kleinere außer ihm schwimmende Zellelemente (FERNANDEZ) fehlen wie bei den Salpen.

Die Bedeutung des Pericardkörpers ist nach HEINE (1903) secretorischer Natur. FERNANDEZ dagegen meint, seine Bestandteile seien nur losgerissene Teile des Herzens und Blutzellen, die bei einem Riß der Herzwand in den Pericardraum eindrangen und hier nach der Ausheilung verblieben. Nach den Befunden von GAVER und STEPHAN (1907) an *Ciona intestinalis* bilden außer verbrauchten Herzzellen vor allem parasitäre Protozoen die Pericardpartikelchen. Ein Eintreten von Blut in den Pericardraum durch einen Riß in der Herzwand erscheint mir unwahrscheinlich, da die intensive wellenförmige Tätigkeit des Herzens kaum ein Ausheilen ermöglichen dürfte. Die Tatsache, daß nur alte Tiere den Pericardkörper aufweisen und daß er im Cyathocoid fehlt, spricht dafür, daß er aus abgestoßenen Herzelementen zusammengesetzt ist.

Die Herztätigkeit bei frischen Individuen unter normalen Bedingungen.

Historisches.

Nach der Entdeckung der umkehrenden Herzperistaltik bei Salpen durch v. HASSELT (1824) und bei *Ascidien* durch LISTER (1834) ist die Tätigkeit des Ascidienherzens zuerst von MILNE-EDWARDS (1839) eingehender beschrieben worden. In neuerer Zeit wandten einige Forscher ihr Augenwerk auf den Herzschlag der Salpen, die bei ihrer Durchsichtigkeit, Größe und der oberflächlichen Lage des Herzens ein ausgezeichnetes Objekt zum Studium der Kontraktionsvorgänge darstellen. SCHULTZE hat 1901 Komplikationen im normalen Pulse des Salpen-

herzens beschrieben, die in einem merkwürdigen Verhalten der beiden Herzenden beim Verlaufe einer Welle bestehen und die um so beachtenswerter sind, als sie, für die eigentlichen Ascidien noch nicht beschrieben, sich zum Teil bei *Pyrosoma* wiederfinden.

Für *Pyrosoma* selbst liegen genaue Beobachtungen über diesen Punkt nicht vor. Milne-Edwards (1840) entdeckte die Übereinstimmung der umkehrenden Herzperistaltik bei ihnen und den Ascidien, also das Verlaufen einer Anzahl von Wellen von einem Herzende zum andern und nach kurzer Pause Umkehr der Pulsrichtung und des Blutstromes. Keferstein und Ehlers (1861) beschränken sich darauf, seine Angaben zu bestätigen. Weitere dürftige Mitteilungen über die Herztätigkeit sowohl des aus dem Ei entstehenden Cyathozoids sowie der aus ihm knospenden vier Primärascidiozooide finden sich bei Pavesi (1872), welcher ein gleiches Verhalten bei den primären und sekundären Ascidiozooiden konstatiert.

In der Nomenklatur schließe ich mich den früheren Untersuchern über Ascidienherztätigkeit an. Demnach seien die Herzenden mit Schultze (1901) nach den großen Kanälen, welche sie entsenden, benannt; das vordere ist das hypobranchiale, das hintere das viscerale. Die Kontraktionen, welche vom hypobranchialen zum visceralen Ende verlaufen, seien nach Krukenberg (1880) als adviscerale, die entgegengesetzten als abviscerale bezeichnet. Die Summe der Kontraktionen in einer Richtung sei eine Pulsationsreihe und die Ruhezeit des Herzens zwischen zwei entgegengesetzt verlaufenden Reihen die Wechselpause. Die Bezeichnung zusammengesetzte Herzperiode bedeutet eine abviscerale und eine adviscerale Pulsationsreihe mit der einer jeden folgenden Wechselpause.

Untersuchungsmethode.

Die Untersuchung der Herzrhythmik der Pyrosomen ist mit einiger Schwierigkeit verknüpft, weil man die großen Kolonien zur Beobachtung unter dem Mikroskope zerschneiden muß. Jede Berührung und Zerrung der Tiere hat, wie später (S. 466ff.) dargetan werden soll, einen merklichen Einfluß auf die Herztätigkeit, und da junge Kolonien als spärliches und kostbares Material selten zu erlangen sind, wurden aus großen Kolonien Längsstreifen mit einem scharfen Messer so stark herausgeschnitten, daß sie noch genügenden Durchtritt des Spiegellichtes erlaubten. Die Individuen dieser Stücke liegen dann lateral, zeigen das Herz in seiner ganzen Ausdehnung, und die im Innern gelegenen Individuen sind von dem Eingriff, der, um Eintritt von Luft

in die Kiemenhöhle zu verhindern, am besten unter Wasser auszuführen ist, so gut wie nicht betroffen und gestatten, zu einwandfreien Resultaten zu gelangen. Die Streifen wurden alsdann in möglichst großen Schalen, um Wasserverschlechterung zu vermeiden, untersucht. Von einer Durchlüftung mußte, wie sich bald herausstellte, abgesehen werden, da Wassererschütterungen den Herzschlag wesentlich verändern.

Ein Vorteil, den die Beobachtung der Herztätigkeit der Pyrosomen und der Synascidien gegenüber Salpen und großen Monascidien bietet, liegt darin, daß man es stets mit einer Anzahl von Individuen zu tun hat, welche im großen und ganzen unter den gleichen Bedingungen gelebt haben und bei den annähernd gleichalterigen Primärascidiozooiden gleiche Verhältnisse aufweisen. Es wurden außerdem Versuche an *Botryllus*-Kolonien angestellt, an denen einige für das Tunikatenherz strittige Punkte geklärt werden sollten. Das Experimentieren mit diesen Tieren bietet vor *Pyrosoma* insofern wesentliche Vorteile, als sie gegen Gefangenschaft weniger empfindlich sind und eine Ausschaltung jeglichen Berührungsreizes gestatten, wenn man nach Pizon (1901) alte losgelöste Kolonien auf Objektträgern festbindet, wo sie sich dann fixieren, oder in ein mit Botryllen bevölkertes Becken Glasscheiben legt, auf denen sich dann die jungen freischwimmenden Larven festsetzen und fortwachsen. So besetzte Glasstückchen, mit den darauf befindlichen Kolonien nach unten gekehrt, gestatten leicht eine Beobachtung der Herztätigkeit unter möglichst normalen Bedingungen.

Im Anschluß an die Hartmayrsche Bearbeitung der Ascidien (1911, S. 1731 in Bronn) möchte ich erwähnen, daß die festgebundenen Kolonien arge Feinde in kleineren Fischen haben, welche unter den in Bronn zitierten fehlen. Labriden, *Serranus, Julis, Coris* und *Sargus* fressen Botryllen mit Vorliebe.

Die Pulsation.

Ursprung der Wellen.

Während wir im Herzen der Wirbeltiere bei jedem Schlage eine gleichzeitige Kontraktion der Gesamtmuskulatur vor uns haben, setzt bei den Pyrosomen wie bei allen Tunikaten jede Herzkontraktion in einem bestimmten Bezirke ein, der jeweils durch eines der beiden Herzenden repräsentiert wird. Verfolgen wir das Herz bei seiner Arbeit in einer advisceralen Reihe. In den meisten Fällen erscheint direkt am hypobranchialen Ende eine Einschnürung, die als Welle zum advis-

ceralen Herzende läuft. Des öfteren zeigen sich jedoch Komplikationen durch das Auftreten des von SCHULTZE für Salpen beschriebenen und als Regel hingestellten Kontraktionszipfels. Statt der einfachen Einschnürung am hypobranchialen Ende springt die Herzwand durch Ausstülpung ein Stück in das sich ansetzende Ventralgefäß vor. Dann wird der ausgestülpte Teil, ohne daß Stillstand der Bewegung eintritt, schnell eingezogen, gleichzeitig kontrahiert sich das hypobranchiale Ende und sendet die Welle in gewöhnlicher Weise weiter. Infolge seiner Schnelligkeit und Kleinheit ist der Kontraktionszipfel leicht zu übersehen. Seine Größe variierte in den beobachteten Fällen von minimal kleiner Ausstülpung bis zum Vorschlagen um etwa ein Viertel der Herzlänge. Da er selbst in ein und derselben Pulsationsreihe an Ausdehnung variiert und zeitweise schwindet, ist eine optische Täuschung ausgeschlossen. Es scheint, daß weniger die individuelle Veranlagung als der jeweilige Zustand der Tiere von Einfluß ist und daß bei stark irritierten Individuen der Kontraktionszipfel besonders ausgeprägt ist. Die Ausstülpung erfolgt stets ventral und bei genügender Größe legt sich der Zipfel einen Moment der Ventralwand des Hypobranchialsinus an. Ich halte es für wahrscheinlich, daß der Kontraktionszipfel es war, der DELLE CHIAJE Klappenapparate am Herzen der großen Monascidien annehmen ließ. Der Blutstrom selbst wird durch den Kontraktionszipfel oder die hypobranchiale Einschnürung einen Augenblick unterbrochen und das Blut sogar einen Moment ein wenig rückwärts gedrängt, eine Erscheinung, welche sich selbst in den Kiemengefäßen und den feinen Lacunenverästelungen an In- und Egestionsöffnung bemerkbar macht. Erst mit dem weiteren Verlaufe der Welle wird das Blut vor der Kontraktion hergetrieben und kräftig in das Herz nachgesaugt. Das so entstehende ruckweise Strömen der Körperflüssigkeit ist also keine Folgeerscheinung einer Unterbrechung der Herztätigkeit; denn abgesehen von Anfang und Ende der Reihen setzt die neue Kontraktion in dem Augenblicke ein, wo die vorangehende Welle über das Herz verlaufen ist. Eben dieselben Erscheinungen finden am advisceralen Ende bei abvisceralen Pulsationen statt.

Die fortlaufende Welle.

kommt dadurch zustande, daß die an einem Herzende eingetretene Kontraktion wie bei allen Tunikaten sich als reifenförmige Einschnürung über das Herz bis zum entgegengesetzten Ende hinschiebt, so daß dadurch der Eindruck einer Wellenbewegung hervorgerufen wird. Sind die Schläge zu Anfang und Ende der Reihen verzögert, so bleibt die

einsetzende Kontraktion erst eine Zeit lang stehen, bevor sie als Welle weiterläuft. Jede Welle endet mit Systole und folgender völliger Diastole am erreichten Herzende. Letztere hält an, bis mit dem nächsten Pulse neue Systole eintritt. Die ventral sehr tief einschneidende Welle verliert sich nach der Verwachsungsstelle mit dem Darm zu allmählich, und man sieht bei seitlicher Betrachtung an der Raphe mit dem Verlauf der Welle nur ein leises Schwanken und zahlreiche von der Einschnürung ausstrahlende Fältchen, deren Aussehen und Zahl sich mit jedem Momente ändern. Daß bei gesunden Individuen durch die Kontraktionswelle ein vollkommener Verschluß im Herzlumen erreicht wird, erhellt daraus, daß bei der schnellen, kräftigen Saug- und Druckarbeit des Herzens nie Blutkörperchen durch die Einschnürungstelle hindurchtreten. Bei matten Individuen, welche längere Zeit gefangen gehalten sind, vermag die fortlaufende Welle das Herzlumen nicht mehr bis zum völligen Verschluß einzuengen, so daß häufig Blutkörperchen aus der vor der Welle liegenden in die angesaugte Blutmenge zurückschlüpfen. Mit Ausnahme der Stelle, an welcher sich gerade die fortlaufende Welle befindet, liegt bei gesunden Individuen die Herzwand dem Pericard prall an; zur Zeit der Wechselpause zeigen sich indes auf dem Herzbeutel regelmäßig eine oder mehrere leichte Einsenkungen, und es berührt an diesen Stellen die Herzwand das Pericard nicht.

Die Schnelligkeit, mit welcher die Welle über den Herzschlauch hinläuft, ist nicht an allen Stellen die gleiche. Während nach Schultze (1901) bei Salpen die Welle in der Mitte des Herzens einen Moment sich verlangsamt, um dann mit der Anfangsgeschwindigkeit weiterzulaufen, ist bei den Pyrosomen in der Regel die Schnelligkeit in der Mitte des Herzens etwas größer als in der Nähe der Enden. Alle andern Erscheinungen, wie Zögern oder Stillstehen der Welle auf irgend einer Stelle des Herzens, starke Abweichungen in der Schnelligkeit an verschiedenen Herzstellen, glattes Fortschreiten der Welle in der einen Herzhälfte und holpriger Verlauf in der andern, gehören entschieden in das Gebiet der Absterbeerscheinungen. Zwischen diesen Unregelmäßigkeiten und dem normalen Verlauf finden sich je nach dem Zustande der Tiere alle Übergänge.

Die Dauer einer ablaufenden Welle habe ich nicht exakt genau festgestellt, doch da im Normalzustande nach den ersten und vor den letzten Schlägen jeder Periode die nächste Welle mit Ablauf der vorhergehenden beginnt, läßt sich aus den Frequenzen innerhalb der Reihen (S. 462) ungefähr die Dauer einer Pulsation bestimmen.

Schultze konnte an normalen großen Salpenformen höchstens

zwei, Vogt (1854) bei der kleinen *Salpa mucronata-democratica* bis sieben gleichzeitig über das Herz verlaufende Kontraktionen feststellen. Bei Pyrosomen gehören Abweichungen von der erwähnten Norm, daß nur eine Welle über das Herz verläuft, zu den Absterbeerscheinungen. Nur durch bestimmte Veränderungen des äußeren Milieus (S. 475 ff.) läßt sich die Anzahl gleichzeitiger Einschnürungen auf vier bis fünf erhöhen.

Die Herzumkehr.

Betrachten wir das Herz bei einer advisceralen Periode. Die Wellen, begonnen mit der Einschnürung mit oder ohne Kontraktionszipfel am hypobranchialen Ende, gleiten bis zum advisceralen Ende über das Herz hin. Es folgen sich eine Anzahl advisceraler Wellen, bis nach deutlicher Verlangsamung der letzten drei bis fünf Pulse die letzte Welle abgelaufen ist. Nach ihr macht das hypobranchiale Ende einen letzten vergeblichen Versuch, eine neue Welle abzusenden, indem es sich mit oder ohne Bildung des Kontraktionszipfels kontrahiert. So verharrt es während der eintretenden Wechselpause, und es verschwindet diese hypobranchiale Systole erst mit dem Einsetzen der ersten abvisceralen Welle. Ferner gehen am Ende der advisceralen Reihe Veränderungen am advisceralen Herzende vor sich. Die sonst hier auf die kurze Systole, welche durch die ankommenden advisceralen Wellen entsteht, unmittelbar folgende Diastole wird bei den letzten drei bis fünf Pulsen mehr und mehr verzögert, bis nach der Ankunft der letzten advisceralen Welle keine Diastole wieder eintritt. Es bleibt jetzt sozusagen die letzte adviscerale Welle am erreichten Herzende stecken und hält es während der folgenden Wechselpause in Systole.

Nach Ablauf der Wechselpause kommt der erste Pulsschlag der folgenden entgegengesetzten Reihe dadurch zustande, daß sich die Dauerkontraktion des advisceralen Herzendes mit oder ohne vorhergehenden Kontraktionszipfel verstärkt und einfach als erste abviscerale Kontraktion abläuft. Es folgen einige deutlich verlangsamte Schläge, bis der normale Rhythmus allmählich hergestellt ist. Bei den letzten drei bis fünf Schlägen erfolgt wieder Verlangsamung, die nach Verlauf jeder Welle am hypobranchialen Herzende eintretende Diastole wird mehr und mehr verzögert, bis sie nach Ankunft der letzten Welle ausbleibt. Das adviscerale Herzende macht nach der letzten entsandten Welle den vergeblichen Ansatz zu einer neuen in Form einer Dauerkontraktion. Die Kontraktionen beider Herzenden bleiben während der eintretenden Wechselpause, und die Umkehr erfolgt analog dem beschriebenen Übergang von advisceraler zur abvisceralen Reihe.

Schultze beschreibt als Regel für das normale Salpenherz die »antiperistaltische Zuckung«. Er versteht darunter folgende Erscheinung. Kommen die Wellen in beiden Pulsationsreihen in die Nähe des von ihnen zu erreichenden Herzendes, so springt ihnen von dort her eine kleine Kontraktion entgegen, die antiperistaltische Zuckung. Gegen das Ende einer Reihe kann sie an Stärke zunehmen und sich allmählich zu einer Welle entwickeln, so daß z. B. die letzten abvisceralen Kontraktionen mit den ihnen vom hypobranchialen Herzende entgegenkommenden antiperistaltischen Zuckungswellen zu kämpfen haben. Nicolai (1908) meint: »Es scheint demnach, daß die von Schultze regelmäßig beobachteten antiperistaltischen Zuckungen unter Umständen auch fehlen können«. Bei *Pyrosoma* gelang es mir nicht, diese Erscheinung an frischgefangenen völlig gesunden Tieren festzustellen, trotzdem ich gerade diesem für die von Schultze aufgestellte Erklärung der Herzumkehr wichtigen Faktor gespannte Aufmerksamkeit zuwandte. Nur nach längerer Gefangenschaft ließ sich die Erscheinung, allmählich häufiger und stärker auftretend, in allen Abstufungen konstatieren. Die antiperistaltische Zuckung ist bei *Pyrosoma* demnach ein Phänomen, das nur bei pathologischen Individuen auftritt, und gehört in das Gebiet der Absterbeerscheinungen.

Die zusammengesetzte Herzperiode.

Das Betrachten einer *Pyrosoma*-Kolonie zeigt ohne weiteres, daß die Herzen aller Individuen unabhängig von einander pulsieren, daß hier das Herz in advisceraler, dort in abvisceraler Richtung arbeitet, während an dritter Stelle gerade Wechselpause eingetreten sein kann. Kein Tier gleicht beim ersten Zusehen in seiner Herztätigkeit einem andern in Schlagzahl, Schnelligkeit und Zeitdauer der Reihen und Pausen. Ehe man der Frage nähertreten kann, welche Ursachen die Verschiedenheiten in den Pulsreihen hervorrufen mögen, sind zunächst diejenigen Punkte festzulegen, welche die eigenartige Herztätigkeit unzweideutig bestimmen, und auf sie ist näher einzugehen.

Methode.

Bei der Zartheit des Objekts kann natürlich an eine graphische Selbstregistrierung nicht gedacht werden. Unmöglich ist ferner, gleichzeitig Zahl und Zeitdauer der Reihen festzustellen. Auf diese Weise würden sich überhaupt die Wechselpausendauer und eventuelle Frequenzschwankungen innerhalb der Reihe nicht bestimmen lassen. Da mir die dauernde Hilfe einer zweiten zuverlässigen Person fehlte, welche,

während ich zählte, die genannte Zahl und die verstrichene Zeit hätte notieren können, so benutzte ich einen guten Morseapparat mit elektrisch angeschlossenem Taster, dessen Papierstreifen mit selten etwas schwankender Konstanz ablief. Ich möchte nicht versäumen, dem Leiter des Musée Océanographique, Herrn Dr. Richard für die Anschaffung des zweckdienlichen Apparates speziell für meine Untersuchungen an dieser Stelle nochmals herzlichst zu danken. Ich verfuhr in der Weise, daß mit der linken Hand bei jedem einsetzenden Herzschlage der Taster gedrückt und die entgegengesetzten Reihen beim jeweils ersten Schlage verschieden markiert wurden. Zu Anfang verfällt man dabei leicht in den Fehler, sich zu sehr an den Herzrhythmus zu gewöhnen und bei verzögerten Pulsationen den Taster zu früh zu drücken. Einige Übung hilft über diese kleine Schwierigkeit hinweg. Eine größere Schwäche dieser Methode liegt darin, daß man keine beliebig langen Tabellen aufnehmen kann; denn abgesehen davon, daß die Augen nach einer Beobachtungszeit von höchstens $1^1/_2$ Stunden ermüden, lief das den Papierstreifen führende Federwerk nur bestimmte Zeit. Durch wiederholtes Aufziehen des Werkes, was allerdings eine kurze Unterbrechung des Beobachtens erforderte, und durch Kontrollversuche, bei denen nur die Schläge unter dem Mikroskop gezählt wurden, ließen sich einwandfreie Resultate erlangen. Die vom Apparate gelieferten Papierstreifen, die jeden Herzschlag enthielten, waren einfach in Zeit umzurechnen, und es gelang auf diese Weise, folgende Punkte genau festzulegen:

1. Die absolute und relative Schlagzahl in den entgegengesetzten Reihen.

2) Die Frequenz innerhalb der Reihen und das Frequenzverhältnis zwischen advisceraler und abvisceraler Reihe.

3) Die Zeitdauer der Reihen.

4) Die Dauer der Wechselpausen.

Diese Faktoren bestimmen die Herztätigkeit hier wie bei allen Tunikaten vollkommen und eindeutig.

Die Schlagzahl.

Die absolute Zahl der Pulsationen.

Die einzigen Angaben hierüber finden sich bei Pavesi (1872). Auf S. 4 folgt auf seine Beschreibung der Verhältnisse in den Primärascidiozooiden: »J'ajouterai ici, comme donnée nouvelle sur la circulation des Ascidies adultes que les battements comptés par moi, chez celles-ci, furent, une fois, au nombre de 34 du côté du cloaque et de 20 du côté

de la bouche, puis de 36, 12, 34, 13 etc.; une autre fois, j'en trouvai 36, 20, 28 etc. . . Les battements complets sont toujours séparés par des pauses de durée variable et commencés ou terminés par des oscillations indécises.« Die angegebenen Zahlen sind auffallend kurz, und es scheinen die letzten Worte darauf schließen zu lassen, daß der Autor Tiere vor sich hatte, deren Herzen bereits Absterbeerscheinungen zeigten.

Das starke Variieren der Schlagzahl bei Tieren ein und desselben Stückes sowie bei demselben Individuum schließt die Aufstellung einer Norm für advisverale und abviscerale Reihen aus. Nicht selten steigt in einem Individuum die Pulszahl sprungweise an (S. 467). Tiere, die einige Zeit in der Gefangenschaft gehalten sind, zeigen andre Verhältnisse als frische Objekte (S. 470 ff). Zwischen regelmäßigen Reihen, die numerisch verhältnismäßig wenig differieren, werden nicht selten unvermutet einige ganz kurze, von einem oder weniger Schlägen oder abnorm verlängerte eingeschoben (Tab. I). Je frischer die Versuchsobjekte, desto seltener sind derartige Abnormitäten, und ihr Auftreten bei frischgefangenen jungen Viererkolonien muß die Folge unbekannter schwerer Chokwirkungen vor oder bei dem Fange sein. Von gewissem Einfluß scheint das Alter der Tiere insofern zu sein, als die Pulszahl bei erwachsenen Tieren weniger Schwankungen unterliegt als bei jungen Knospen. Das Herz ist hier wie bei den Synascidien (Pizon 1899, 1900) im Verlaufe der Entwicklung das erste Organ, welches in seine Funktion eintritt, und zwar sind es zunächst unregelmäßig sich folgende, überaus kurze Reihen von nur zwei bis vier Pulsen. Mit zunehmendem Wachstum nimmt Pulszahl und Regelmäßigkeit zu, und schon lange vor dem völligen Auswachsen ist der Unterschied zwischen alten und jungen Individuen verwischt.

Tabelle I.
Temp.: 18,5° C.

adv.	abv.
102	114
96	110
104	109
3	1
99	104
101	112
109	111
50	42
24	7
112	115

Eine synchrone Herztätigkeit zwischen Muttertier und der noch mit ihm verbundenen Knospe konnte ich in den seltensten Fällen konstatieren. Beide Herzen arbeiten in Rhythmus sowie Umkehr und Pausenlänge vollkommen unabhängig von einander. Die von Pizon (1899) an *Botryllus* und *Botrylloides* gemachte Beobachtung, daß die Knospen synchrone Herztätigkeit zeigen mit den Mutterindividuen, vermag ich für *Botryllus* nicht zu bestätigen, wenngleich rein zufälliges gelegentliches Vorkommen wie bei *Pyrosoma* nicht ausgeschlossen ist. Zu demselben Resultate gelangte Bancroft (1899).

Tabelle II. Temperatur: 17,7° C.

Advisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}
128	201	38,1	6,3	25,3	38,9	39,6	39,6	42,9	41,8	41,8	41,9	41,9	38,7	38,8	37,7	35,3	30,2				
126	181	41,6	4,5	20,7	33,0	40,6	43,6	45,3	46,6	47,6	47,3	47,2	47,2	44,8	44,2	41,7	33,0				
136	201	40,6	2,8	26,5	35,2	42,2	46,1	46,5	45,8	45,9	44,6	43,3	42,0	41,9	42	41,7	34	31,5			
146	207	42,3	2,6	24,1	28,9	45,2	47,7	48,3	48	47,2	47	47,7	46,1	45	44,2	44,6	43,5	44,7	24,0		
169	222	45,7	1,6	22,5	28,3	41,4	47,4	50,2	50,4	50,4	50,2	50,5	49	48,6	48,7	48,7	48,8	49,3	46,6	46	45,5
150	181	49,7	2,4	26,5	39	53,3	54,0	55,3	57,1	57,3	57,5	56,9	57,7	56,3	57,1	54,6	39,8	38,1	35,5		

Abvisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}
83	115	43,2	5,7	33,6	44,8	45,1	48,7	48,4	48	47,4	45,6	35,7	35,1					
102	120	51	6,2	39	48,6	54,2	56,1	56	55,9	55,9	54,6	52,1	49,6	47,7	41,8			
124	155	48,1	7,2	36,7	45,7	53	54,3	53,9	53	51,3	49,9	49,5	49,8	47	46,6	46,1	37,0	
141	170	49,7	3,2	45,1	48,6	51,8	53,5	52,6	52	52,3	52,3	52,6	51	49,3	49,4	47,9	47,6	39,0
131	134	58,4	3,1	48,6	62,3	61,6	61,8	61,8	62,3	61,6	60	59,1	56,9	58,3	56,5	54,2	53,2	
131	158	49,6	1,8	38,9	46,9	49,8	52,5	52,6	52,6	52	52,8	52,6	52,1	50,7	48,9	47,3	45,3	

Tabelle III. Temperatur: 18,4° C.

Advisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8
77	103	45	1,6	36,9	40,7	44	44,5	44,8	54,2	52	51	35
30	46	39,1	0,9	26,4	46,9	46,3	36,9					
72	103	42,1	1,1	24,8	43,4	47,6	46	46	45,8	44,6	44,5	36,2
40	53	45	0,8	27,0	38,8	39,9	59,1	53,5	51,6			
34	43	47,4	0,9	28,6	48,6	50,5	55,3	54,1				
54	65	49,4	0,9	35,8	45,5	52,4	53,8	53,2	53,8	51,5		
19	30	38	0,8	23	44,5	46,4						

Abvisceral

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}
98	101	58,5	5,7	58,7	60,2	62	63,2	62,3	61,7	60,9	60,4	59,7	60	56,5							
167	185	54,1	1,5	49	57,1	61,4	61,8	62	62,3	60,2	56,3	54,9	55,1	54,9	55,7	53,4	55,7	49,6	48	47,1	29,1
168	173	58,4	5,2	61,8	63,7	63,7	63,5	65	62,8	60,8	60,4	60	58,5	60,1	56,6	56,9	55,3	54,7	54,6	45,8	46
77	77,1	59,9	6	77	62,8	62,6	61	60,7	59,7	60	55,7	39,4									
112	118	56,8	3,8	73,2	65	65,9	65	64	63,7	62,4	60,8	61,8	54,8	51,5	50,7	42,9	33,7				
119	121	58,9	4,3	69,1	68,9	66,2	64,7	63,7	64	62,3	58,3	56,7	51	49,5	47,2	44,2					
125	138	54,3	4,3	76,3	67,2	64,5	60,7	58,9	55,3	54,0	54,2	49,7	49,2	46,3	40,5	37,6	45,1				

Die relative Zahl der Pulse in ad- und abvisceraler Reihe.

Nach allen bisherigen Untersuchungen, zu nennen sind in erster Linie Roule (1884), Lahille (1890) und Schultze (1901), überwiegt im Tunikatenherzen die Zahl der advisceralen Pulse über die abvisceralen. Aus Pavesis Angaben (vgl. S. 458) scheint für *Pyrosoma* das umgekehrte Verhalten zu erhellen.

Meine zahlreichen Aufzeichnungen über *Pyrosoma* ergaben bei jungen und alten Kolonien sowie Tieren der verschiedensten Altersstufe, daß im Normalzustande die Zahl der abvisceralen Pulse stets bald mehr, bald weniger überwiegt (Tab. I, III). Unvermittelt tritt bei einem Tiere hin und wieder eine zeitlang das Gegenteil ein, und ähnlich ist nicht selten bei einigen Individuen desselben Stückes die adviscerale Schlagzahl ohne erkennbare Ursache die höhere (Tab. II). Diese Ausnahmefälle zeigen, wie leicht bei Tunikaten Vernachlässigungen zu Irrtümern führen, und daß sich einwandfreie Resultate nur an der Hand zahlreicher Tabellen finden lassen. Die mögliche Umkehr des Verhältnisses advisceraler zu abvisceraler Pulszahl wird im Kapitel über Sauerstoffmangel erörtert. An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß sich zwischen stark prädominierender advisceraler und anderseits abvisceraler Pulszahl alle Übergangsstufen finden lassen.

Die Zeitdauer der einzelnen Reihen

unterliegt ebenfalls sehr beträchtlichen Schwankungen. Sie ergibt sich aus der Anzahl der Pulse (S. 458ff.) und der berechneten Minutenfrequenz (S. 462ff.).

Die Frequenz in den Reihen.

Frequenzschwankungen innerhalb der Reihen.

Untersuchungen über diesen Punkt der Tunikatenherztätigkeit liegen bisher allein allein von Nicolai (1908) vor. Schon die Beobachtung ohne den Hilfsapparat zeigt deutlich, daß die ersten und letzten Schläge jeder Reihe langsamer erfolgen als die übrigen. Schultzes Theorie (1901, S. 305) fordert, daß am Ende jeder Reihe eine allmähliche Verlangsamung eintritt, und der Autor sagt selbst: »Eine Verlangsamung der Herzschläge konnte am verletzten Tier zwar häufig, aber durchaus nicht immer mit Sicherheit festgestellt werden.« Nicolai (1908, S. 102) leugnet jede Verlangsamung am Ende der Reihen. Nach seinen Angaben steigt die Frequenz, bis sie nach 20 Pulsen annähernd stabil wird.

Das Verhalten im Pyrosomenherzen mögen vorstehende Tabellen (S. 460 und 461) illustrieren (Tab. II und III).

In ihnen bedeuten n Anzahl der Schläge, t Zeitdauer der Reihen in Sekunden, fr die minutiöse Durchschnittsfrequenz $\left(= \frac{60 \cdot n}{t}\right)$ und die folgenden f_{1a} und f_{1b} die Minutenfrequenz der Schläge 1—6 und 6—11 und die folgenden f_2, f_3 usw. die Minutenfrequenzen von je 10 weiteren Pulsationen. Aus den am Ende der Reihen bleibenden Schlägen, z. B. 121—128 ist dann die berechnete Minutenfrequenz mitgeteilt.

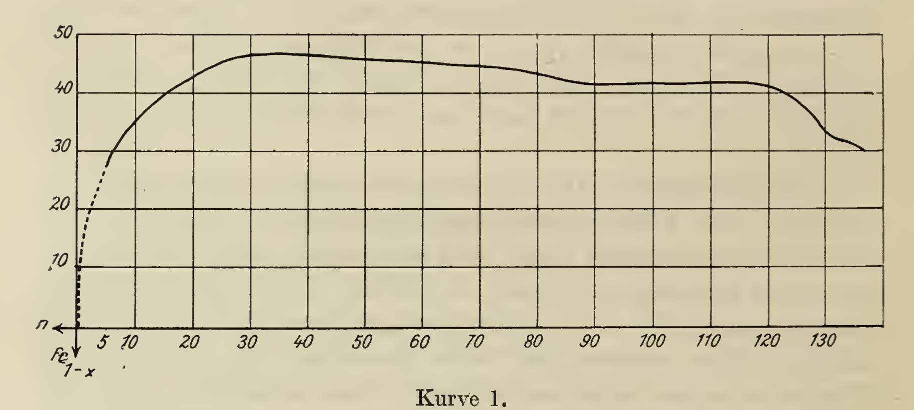
Es beweist die Tab. II, welche das gewöhnliche Verhalten illustriert, folgendes. Jede Reihe beginnt mit geringer Frequenz, erreicht dann ein Maximum, das während einiger Zeit beibehalten werden und zu einer zeitweisen Konstanz im Verlaufe der Reihen führen kann, und gegen das Ende stellt sich die von Schultze geforderte Verlangsamung, allmählich stärker werdend, mit voller Deutlichkeit ein. Die Lage des Maximums in den Reihen ist verschieden, fast ausnahmslos indes dem Anfange näher als dem Ende. Es kann sogar soweit kommen (Tab. III abv.), daß die Reihen mit Maximalfrequenz beginnen und fortschreitenden Fall zeigen. Eine bemerkenswerte, mehrfach beobachtete Tatsache fällt mit besonderer Deutlichkeit in Tab. III auf, nämlich ein verschiedenes Verhalten des Beginns der ad- und abvisceralen Reihen. Es fangen die abvisceralen Reihen mit einer höheren Frequenz als die advisceralen Reihen an, selbst wenn letztere numerisch überwiegen (Tab. II). Ein ähnliches Verhalten des Salpenherzens ist durch Nicolai bekannt geworden: »Es scheint, als ob meist die Frequenzzunahme in der abvisceralen Pulsreihe ausgesprochener ist (S. 105).« *Botryllus* zeigt etwas andre Verhältnisse und gleicht den untersuchten Salpen darin, daß nach 10—20 Schlägen allmählich ein Maximum erreicht wird, das sich annähernd konstant erhält. Allein auch hier setzt mit den letzten 10—15 Schlägen ein zunehmendes Sinken der Frequenz ein. Schultzes Befunde an Salpen, daß die Wechselpause des öfteren ohne vorherige Schlagverlangsamung einsetzt, gelten ebenso für diese Synascidien. Folgende Kurven stellen die beschriebenen Verhältnisse graphisch dar (s. Kurve 1 u. 2, S. 464). Starke Frequenzschwankungen in den Reihen sind die Folgen kräftiger Reize, Verletzungen oder Absterbeerscheinungen.

Die Durchschnittsfrequenz in ad- und abvisceralen Reihen.

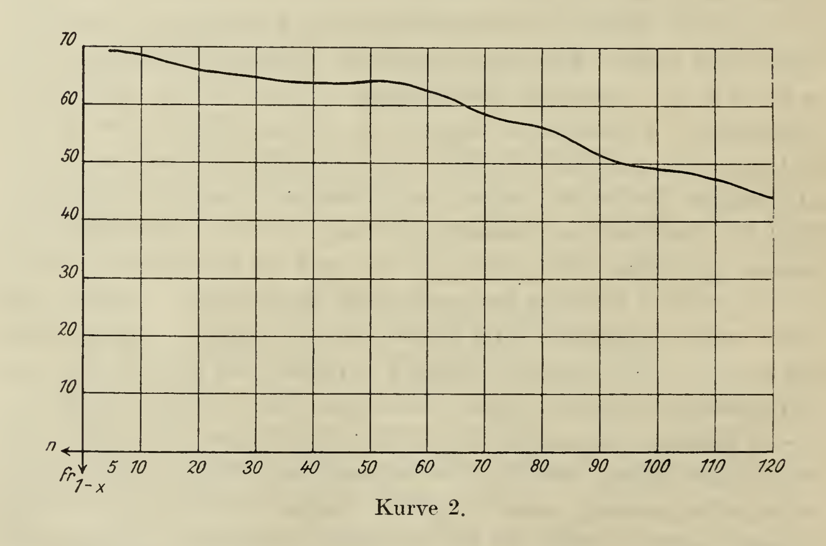
Roule (1884) konstatierte bei *Ciona intestinalis* eine schnellere Pulsfolge in den längeren advisceralen Reihen. Krukenberg (1880)

erwähnt dasselbe für Salpen. SCHULTZE (1901) widerlegt ihn damit, daß die Frequenz in den ab- und advisceralen Reihen im allgemeinen die gleiche ist, und zu demselben Resultat gelangt HUNTER (1903) bei *Molgula mahattensis.*

Aus den angegebenen Tabellen (II, III) geht hervor, daß bei *Pyro-*



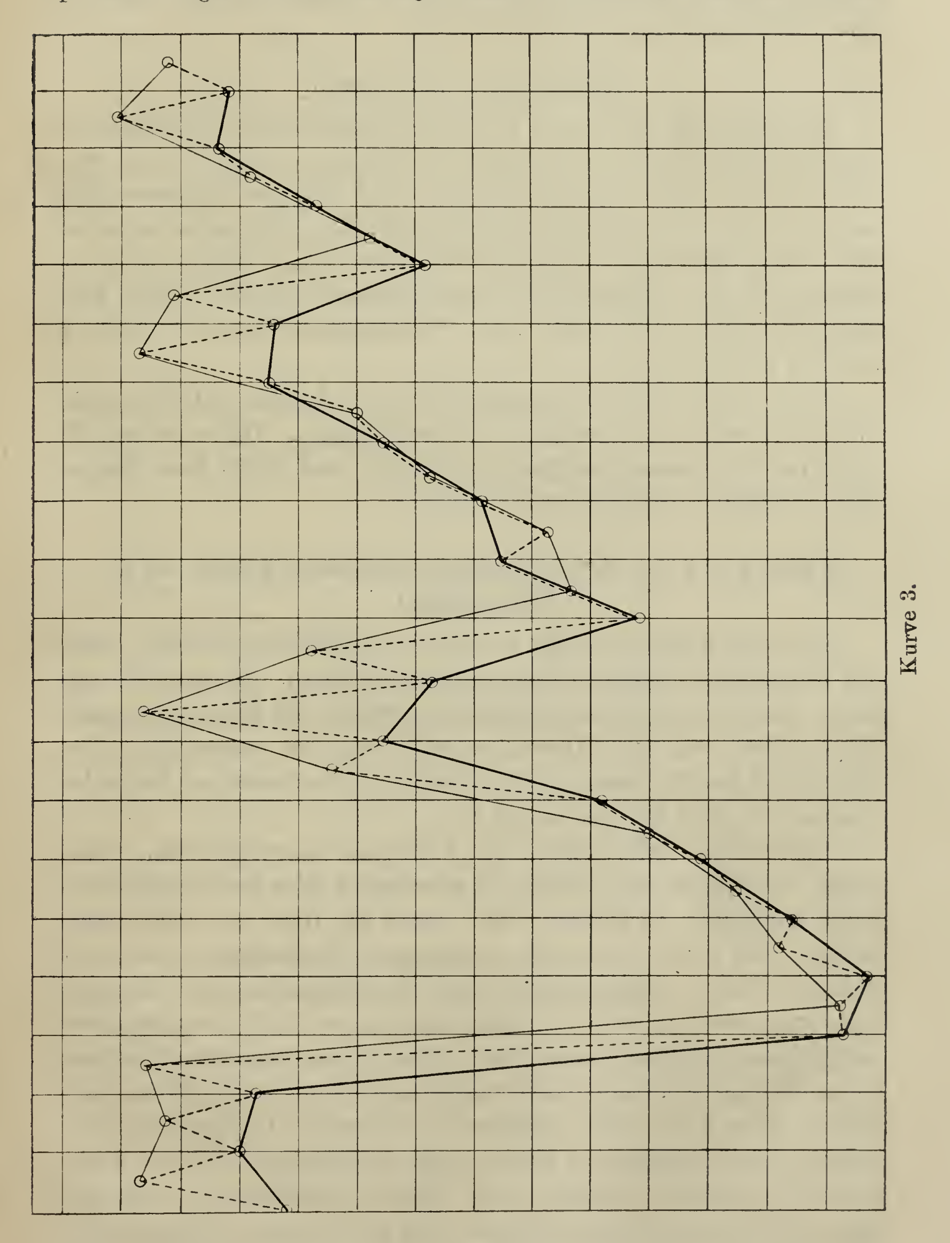
Kurve 1.



Kurve 2.

soma die Frequenz der abvisceralen Reihen die der advisceralen Reihen stets etwas überwiegt. Der Unterschied vermindert sich, je lebensfrischer die untersuchten Objekte sind. Die schnellere durchschnittliche Schlagfolge in der abvisceralen Reihe tritt auch dann meist auf, wenn die Tiere aus unbekannten Gründen eine höhere advisceralе Schlagzahl (Tab. II) zeigen. Ausnahmefälle zeigen höhere Frequenz

der advisceralen Pulse. Die sich folgenden zusammengesetzten Herzperioden zeigen mit der Gefangenschaft zunehmende Schwankungen in



Kurve 3.

der Durchschnittsfrequenz, und nur selten findet man zwei aufeinanderfolgende gleichgerichtete Pulsationsreihen mit gleicher Schlagfolge.

Außer dem Gasgehalt des Wassers (S. 470) und der Temperatur (S. 475) scheinen äußere, das Tier treffende Reize wirksam zu sein, indem sie eine Verlangsamung hervorrufen können.

Wechselpause und Pausen.

Die Dauer der nach jeder Pulsreihe eintretenden Wechselpause ist starken Schwankungen unterworfen. Sie beträgt von nicht ganz eins, bis zu sechs, selten sieben Sekunden. Nach längerer Gefangenschaft kann sie bedeutend vergrößert erscheinen oder vollkommen zwischen zwei entgegengesetzten Reihen verschwinden. Eine Verlängerung der Pause nach den Pulsreihen in einer Richtung ließ sich einige Male konstatieren (Tab. III, S. 461). Die Wechselpausenlänge ist abhängig von der Temperatur.

Pausen finden sich im normalen Tiere zu Anfang und Ende jeder Pulsreihe zwischen den ersten bis vierten Schlägen. Das unvermittelte Auftreten von Pausen innerhalb der Reihen wird durch hohe Temperatur und längere Gefangenschaft gefördert.

Wirkung von die Körperoberfläche treffenden Reizen auf die Herztätigkeit.

Da junge Kolonien leicht aus dem Gesichtsfelde fortrollen, lassen sich mechanische Reize an ihnen schwer studieren. Es wurde so verfahren, daß auf Individuen geschnittener Stücke mit fein ausgezogenen Glaskapillaren ein leiser Druck ausgeübt oder der ausgestülpte Ventraltentakel berührt wurde. Das Resultat eines derartigen Versuches demonstriert Tab. IV und Kurve 3.

Infolge des Reizes sinkt die Schlagzahl augenblicklich, gleichgültig, ob man ihn zur Zeit der Wechselpause oder im Verlaufe einer Reihe appliziert. In letztem Falle macht das Herz nur noch wenige Schläge, und dann folgt nach eingetretener Wechselpause eine stark verkürzte Reihe. Sprungweise steigen die Schlagzahlen der folgenden Reihen an, zuerst schneller und dann langsamer, bis die ursprünglichen Verhältnisse ungefähr erreicht sind. Wartet man nach dem Berühren, bis annähernde Konstanz wieder eingetreten ist, so verursacht ein zweites und hierauf ein drittes Berühren in sinkendem Umfange eine Verkürzung. Die beigegebene Kurve zeigt das Gesagte. Weitere Reize, hinter dem dritten appliziert, sind ebenso wirkungslos wie ein dem ersten in kurzem Abstande folgender. Zur Erreichung des Effektes ist es durchaus notwendig, ganz frische Tiere zu verwerten; denn schon einige Stunden der Gefangenschaft genügen, schwache Reize erfolglos zu

machen. Zu starke Berührungen und Verletzungen können vorübergehende Unregelmäßigkeiten und selbst zeitweise Sistierung der Herztätigkeit hervorrufen. Da Wasserbewegung den Herzschlag wie schwache Reize modifiziert, mußte von Durchlüftung abgesehen werden.

Andrerseits läßt sich die Herztätigkeit nach eben eingetretenem Herzstillstande durch Berührung der Körperoberfläche wieder für kurze Zeit, freilich mit starken Unregelmäßigkeiten, hervorrufen. Dieselben Dienste leistet Einwerfen in Süßwasser, was sich mit demselben Versuchsobjekte mehrmals wiederholen läßt, wenn man es es abwechselnd in Meerwasser zurückgibt. Hier setzt die Herztätigkeit sofort wieder aus. Ob dabei der veränderte Chemismus des Wassers als solcher empfunden wird oder ob nur die mechanische Wirkung der entstehenden Diffusionsströmungen und der veränderte osmotische Druck in Betracht kommt, wäre noch zu untersuchen.

Beim Zerschneiden der Kolonien wurde öfters das Herz mitgetroffen. Die beiden Stücke eines durchgeschnittenen Herzens pulsieren nach dem Erholen von der Chokwirkung nur von den Enden nach der Mitte zu. Durch einen glücklichen Zufall wurde in einem Falle die Darmschlinge, das rechte Kiemenblatt und das linke bis in die Nähe des advisceralen Herzendes weggeschnitten, so daß das Herz hier direkt mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stand. Es begann nach einiger Zeit unregelmäßig in alternierender Richtung zu pulsieren.

Tabelle IV.
Temp.: 18° C.

adv.	abv.
102	127
111	123
108	126
7	8
3	18
16	25
31	40
48	94
85	126
72	97
41	53
65	57
68	77
85	90
105	127
104	121
78	87
96	107
114	130
112	122

Ein leichteres Experimentieren gestatten Botryllen, wo beim Oozoid und den Ascidiozooiden Klopfen auf das mit ihnen besetzte Glasstück dieselbe Wirkung wie Berührung zeitigt. Interessant ist, daß diese Erscheinung fast stets auftrat, wenn ein Infusor oder kleiner Kruster, die zahlreich auf den fixierten Kolonien leben, ein Individuum, das einige Zeit unbehelligt geblieben war, durch Hinkriechen über die Ingestionsöffnung zum energischen Kontrahieren zwang. Es ist deshalb ratsam, beim Untersuchen des Herzschlages der Tunikaten die störenden Bewohner nach Möglichkeit zu entfernen.

Welches ist die Ursache dieser merkwürdigen Reihenverkürzung

durch Berührung? Es bestehen zwei Möglichkeiten. Entweder ist die Veränderung der Pulsreihen eine Folge von Blutdruckveränderungen im Tierkörper, hervorgerufen durch die dem Reize unmittelbar folgende ganze oder partielle Kontraktion der Körpermuskulatur, oder sie ist reflektorischer Natur. Dem Fachmann wird die Theorie LAHILLES (1890) bekannt sein, daß infolge ungenügenden Abflusses im jeweilig arteriellen Lacunensystem der Blutdruck ständig wächst und nach allen Seiten hin, also auch in der Richtung zurück auf das Herz, sich immer stärker geltend macht, und daß in dem Moment, wo der Gegendruck des Blutes dem Druck gleich wird, den das Herz durch seine Kontraktionen auszuüben vermag, das Herz zum Stillstande und schließlich zur Peristaltik in entgegengesetzter Richtung gezwungen wird. Unter den Experimenten, durch die der Autor seine Theorie zu erhärten sucht, zeigen Versuch 7 (Pulszahlen vor und nach einer Verwundung bei *Phallusia*) und 9 (Abschneiden der ganzen Ingestionsöffnung) deutlich die für *Pyrosoma* beschriebenen Reizwirkungen. Am Ende von Versuch 7 findet sich (S. 296) drei Stunden nach der Operation: »Le nombre de pulsations est remonté a celui du debut. La présence ou l'absence du ganglion nerveux ne semble avoir aucune influence sur le rythme du coeur«. Auf die Erklärung der Reihenverkürzung durch LAHILLE kann ich nicht näher eingehen, jedenfalls macht er eintretende Blutdrucksveränderungen dafür verantwortlich. PIZON (1899/1900) schließt sich dieser Ansicht an. Die Theorie LAHILLES ist von SCHULTZE (1901, S. 300ff.) theoretisch und experimentell widerlegt worden. Für Veränderungen der Schlagzahl bei Verletzungen hat er die Erklärung, »daß es ausschließlich, auch im Falle der Enthirnung die Verletzung an sich und nicht eine Abhängigkeit vom Centralnervensystem ist, welche die Pulsationsreihen verkürzt.« Darauf, daß seine Exstirpationsversuche des Ganglions nicht glücken konnten, weil er durch das dabei gehandhabte Feststecken der Individuen einen permanenten, den Herzschlag modifizierenden Reiz einschaltete, machte NICOLAI (1908) aufmerksam. Er fand, daß leise Berührung jeder beliebigen Körperstelle denselben Effekt wie Verletzungen hat. Infolge Mangels an Versuchsobjekten konnte er das Reizcentrum nicht feststellen, vermutet indes eine Reflexwirkung. CARLSON (1906) zitiert unveröffentlichte Untersuchungen LINGLES, der bei *Molgula* und einigen andern bei Reiz oder Verletzung eine Sistierung der Herztätigkeit für kurze Zeit konstatierte und mit der Möglichkeit einer indirekten Hemmung infolge der Kontraktion des Tieres rechnet.

Da mir bei meinem Aufenthalte in Villafranca *Salpa Africana-*

maxima in genügender Anzahl zur Verfügung stand, suchte ich dieser Frage näherzutreten, und stellte, da Curarelähmung wegen direkter Beeinflussung des Herzschlages zu keinen Resultaten gelangen ließ, folgendes, oft wiederholtes Experiment an. Frischen Salpen, die deutlich die Herzreaktion zeigten, wurde mit einer feinen Pipette das Ganglion entfernt. Sofort hörten die rhythmischen Muskelkontraktionen der Tiere bis auf minimale Bewegungen der In- und Egestionsöffnung auf, und die Reaktion war Schlagzahlverkürzung. Nachdem der Herzschlag allmählich wieder normal geworden war, wurden an den verschiedensten Körperstellen zu verschiedenen Zeiten mechanische Reize durch Berührung oder Einschnitte appliziert, ohne daß es dadurch gelungen wäre, eine deutliche Verkürzung der Pulsreihen auszulösen. Der Blutverlust kommt bei dem Eingriff kaum in Betracht, da nur wenig Flüssigkeit aus dem Stichkanal tritt und die Einstichöffnung sich oft wieder verschließt. Während der ganzen Beobachtungszeit befanden sich die Tiere frei beweglich in großen Glasschalen in einer Temperatur von 15°—18° C. Die Herztätigkeit ließ sich mit bloßem Auge hinreichend beobachten. Die Beeinflußung der Herztätigkeit durch der Körperoberfläche applizierte mechanische Reize ist demnach ein Reflektionsvorgang, dessen Centrum das dorsale Ganglion ist.

Wie wir uns die Leitung dieses Reflexes vom Centralnervensystem zum pulsierenden Organ vorzustellen haben, darüber läßt sich bei den bisherigen negativen Versuchen, bei Tunikaten zum Herzen laufende Nerven nachzuweisen, nichts sagen. Jedenfalls darf uns das Versagen unserer technisch-histologischen Mittel nicht von einer durch das Experiment notwendig gewordenen Folgerung abhalten.

Auf Grund der Tatsache, daß der Herzrythmus nach der Isolierung des Herzens schneller ist als im Tiere, glaubt Carlson (1906) sogar vom Ganglion zum Herzen gehende, dem Vagus entsprechende Hemmungsnerven annehmen zu müssen. Erwähnen möchte ich an dieser Stelle noch die Befunde Hunters (1903) an *Molgula*, welche ebenfalls auf eine Abhängigkeit der Herztätigkeit vom Centralnervensystem schließen lassen. Nach ihm übt die Behandlung mit Nervengiften bei ganglienlosen Tieren einen andern Einfluß auf die Herzrythmik aus als bei Normaltieren, während Muskelgifte in beiden Fällen dieselbe Wirkung zeitigen.

Daß durch reflektorische Übertragung der applizierten Reize auf das Herz auch die Größe des Kontraktionszipfels (S. 454 ff.) und die Frequenz (S. 466 ff.) beeinflußt werden kann, wurde bereits hervorgehoben.

Wirkung von Sauerstoffmangel und Stoffwechselprodukten.

Schon den Untersuchern der großen Ascidien fielen die Veränderungen der Herztätigkeit bei demselben Individuum nach längerer Gefangenschaft auf. Krukenberg (1880), Lahille (1890) und Schultze (1901) stimmen darin überein, daß die Schlagzahl mit der Verschlechterung des Atemwassers wächst. Über die Veränderung der Schnelligkeit des Herzrhythmus gehen die Ansichten auseinander. Lahille betont, daß keine Frequenzänderung mit der Verlängerung der Pulsreihen eintritt, während Schultze eine Beschleunigung des Herzrhythmus nachweist. Drittens überwiegt nach Lahille die Zahl der advisceralen Pulse in schlechtem Atemwasser die der abvisceralen Pulse mehr als im Normalzustande. Für *Pyrosoma* waren die drei erwähnten Punkte festzulegen und zu ergründen, ob die Ursachen eventuell veränderter Herzrhythmik im Sauerstoffmangel oder einer Ansammlung von Stoffwechselprodukten im Wasser liegen.

Schon die Beobachtung namentlich von ganz jungen *Pyrosoma*-Stöckchen, frisch und längere Zeit nach dem Fange, ergab weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden der zitierten Forscher. Um die eventuellen Wirkungen von Stoffwechselprodukten auszuschalten, wurden die Tiere nach Aufzeichnung ihrer Normalherztätigkeit in ausgekochtes Seewasser, das durch ebenfalls gekochtes destilliertes Wasser wieder auf sein Anfangsvolumen gebracht war, mit oder ohne Abschluß durch chemisch reines Öl in möglichst große Schalen gelegt, und so der direkte Einfluß von Sauerstoffmangel bestimmt. Durch Kochen des Seewassers werden indes die Bikarbonate in Karbonate verwandelt, die Kohlensäure entweicht, und der Alkaligehalt des Seewassers steigt infolgedessen. Deshalb wurden, um einen eventuellen Einfluß des veränderten Chemismus auszuschalten, Kontrollversuche mit Seewasser angestellt, welches durch einen langdauernden mit KOH und $KMnO_4$ gewaschenen Wasserstoffstrom aus dem Apparat nach Kipp — Wasserstoff verhält sich bekanntlich sehr indifferent gegenüber tierischen Organismen — sauerstoffrei gemacht worden war. Es ist, um einwandfreie Resultate zu erhalten, unumgänglich notwendig, mit reinem Wasserstoff zu arbeiten. Gehen geringe Säuremengen mit über, so tritt sehr bald eine wachsende Verkürzung der Reihen ein. Zur Kontrolle der Neutralität des angewandten Wasserstoffs empfiehlt es sich, hinter den Waschflaschen das Gas einen Indikator (Neutralrot) passieren zu lassen. In beiden Fällen der Versuchsordnung waren die Resultate gleich. Um störende Einflüsse auszuschalten, ist darauf zu

achten, daß das Objekt in Wasser von derselben Temperatur übertragen und die Beobachtung zur Ausschaltung der Reizwirkung erst einige Zeit nach der Übertragung begonnen wird. Folgende Tabellen geben die Resultate zweier der angestellten Experimente (V a und V b, S. 471, 472 und 473).

Tabelle Va. Herzschlag vor der Erstickung.
Temperatur: 17,5° C.

abv.				adv.			
n	t	fr	P	n	t	fr	P
125	172	43,5	2,1	115	161	42,8	4
128	189	40,7	6	110	165	40	2
143	207	41,5	2	119	182	39,3	1,7
131	186	42,2	1,8	62	95	39	2,2
153	211	43,5	1,2	114	161	42,4	1,7
154	232	39,9	3	101	150	40,3	5

Hieraus gehen ohne weiteres folgende Tatsachen hervor. Durch den Sauerstoffmangel findet eine allmähliche Steigerung der Herzfrequenz sowohl in den ad- wie abvisceralen Reihen statt. Eine Erhöhung der absoluten Pulszahl tritt allein in der advisceralen Periode auf, während sie sich in der entgegengesetzten eher vermindert. Die gesamte Herzperistaltik zeigt eine deutliche Tendenz, advisceralo Wellen hervorzubringen, und die wenigen eingeschobenen abvisceralen Pulse erscheinen oft nur als Unterbrechung einer einzigen langen advisceralen Periode. Mehrfach wurden über 1000 ununterbrochene adviscerale Pulse gesehen. Es überwiegen also bei eintretender Atemnot die advisceralen Schlagzahlen über die sonst höheren abvisceralen. Diese bemerkenswerte Erscheinung ist ein weiterer Beleg dafür, daß die Herztätigkeit bei Tunikaten durch äußere Einflüsse modifiziert werden kann und herzregulierende Nerven angenommen werden müssen. Ferner deutet sie darauf hin, daß dem Tunikatenblute trotz bisher mangelnder chemischer Untersuchung eine respiratorische Rolle zuzuschreiben ist.

Im Laufe des Versuches tritt naturgemäß eine allgemeine Erschöpfung ein, und es zeigen sich in den hohen Reihen später starke Frequenzschwankungen und mehr und mehr die Symptome, die in dem Kapitel über Absterbeerscheinungen (S. 479) gewürdigt werden.

Reines Kohlendioxyd erwies sich als überaus starkes Gift für die

Tabelle Vb. Herzschlag desselben Tieres

Richtung	n	t	fr	P	Frequenzen in										
abv.	7	7,5	56	1,3											
adv.	966	1061	54,6	1,2	34,7	40,6	47,0	41,7	43,3	44,1	43,7	44,3	44,5	44,4	44,6
					53,9	52,8	52,8	53,7	52,6	53	52	54,4	52	52,6	52,3
					58,5	58,9	59,5	60,4	59,9	58,9	54,8	53,7	54,4	53,2	56,5
					64,2	64,9	63,3	66,6	66,1	55,3	51,6	54,4			
abv.	17	19	53,6	1,1	47,4	53,9	59,3								
adv.	222	211	63,2	1,5	51	52,6	56,5	59,6	59,6	66,3	68,9	68,7	70,3	70,2	69,4
abv.	65	67	59,6	4	63,7	57,9	64,8	61,1	59,3	63,5	63	43,2			
adv.	379	360	63,1	1,4	29	55	60	57,5	61	61,7	60,7	66,6	65,9	66,6	6,3
					66,6	66,6	65	62,8	49,8	53,2	51,8	59,6	54,4		
abv.	13	14	55,6	1,1	56,7	58,3	51,8								
adv.	2	2,5	48	0,9											
abv.	3	3	60,4	1,4											
adv.	77	83	55,4	1,6	54,4	59,6	56,3	57,9	57	57,9	56,7	52	46,8		
abv.	5	6,9	43,2	1,1											
adv.	39	46	51,7	1,4	47,7	48,9	51	56,7	51,6						
abv.	?	?	?	?	49,5	51,3	61,8	52,8	33,3	31,1	24,8	22	13,2	22,7	8,8

Tiere. Versuchsobjekte, welchen bei Zimmertemperatur gesättigtes Wasser gegeben wurde, stellten nach zwei bis vier oft krampfartigen Kontraktionen jegliche Herztätigkeit ein, wie das isolierte, von CO_2-gesättigtem Blute durchspülte Wirbeltierherz infolge Reizung der Vagusendigungen (v. Cyon, 1888).

Etwas anders liegen die Verhältnisse, wenn man die Versuchsobjekte längere Zeit in demselben Atemwasser läßt, ohne den Sauerstoff auszutreiben. Die Frequenz steigt auch hier in beiden Reihen allmählich, numerisch jedoch wachsen beide Reihen zunächst an, wobei die abviscerale Reihe zuerst eine höhere Schlagzahl behält. Erst später nähert sich die Anzahl der advisceralen Pulse den abvisceralen und überholt dieselbe schließlich, so daß das Verhältnis ab-: advisceraler Pulszahl ebenfalls umgekehrt wird. Danach kann ein Rückgang der Schlagzahl in der abvisceralen Reihe erfolgen, bevor sich die Absterbeerscheinungen einstellen.

Vielleicht lassen sich damit einige von mir beobachtete Fälle in Einklang bringen. Herausgeschnittene Koloniestücke wurden mehrmals 32 Stunden und länger, eine Anzahl junger Kolonien Mitte Mai

in sauerstoffreiem Wasser. Temperatur: 17,5° C.

den Reihen

45,1	45,2	45,3	45,6	46,1	46,9	48	48,9	48,9	50,2	50,5	51,8	51,8	52,1	51,5	51,8	51,3	53,7	54,4
53,5	54,2	56,3	56,5	58,3	58,1	56,7	54,4	53,9	47,3	49	49,8	54,4	55,1	57,3	57,8	57,5	57,6	57,6
56,3	56,5	59,8	57,9	58,8	58,5	61,9	60,7	56	59,1	63,3	54	57	60	63	62	63,3	60	61,4
67,2	67,2	66,8	66,6	65,8	64	63,3	62,3	60,9	58,3	56,5	60,6							
65,3	69,1	69,4	71,9	70,7	67,4	71,6	71,2	70,5	65	58,7	68	67,2	65	62	68	65,3	65,8	68,6
12,5	11,2																	

40 Stunden in Bechergläsern voll mit Ulva besetzten frischen Meerwassers derart aufbewahrt, daß sie, in ein Aquarienbecken gestellt, dauernd durch umfließendes Wasser kühl erhalten wurden und genügend Licht zur Ermöglichung starker Assimilation einfiel. Fast ausnahmslos zeigte das Herz nach Verlauf der angegebenen Zeit ein abnormales starkes Prädominieren, wie es die nebenstehende Tabelle VI zeigt. Dieses merkwürdige, in dem einen Fall bei sämtlichen fünf jungen in demselben Pokal aufbewahrten Kolonien sich zeigende Vorherrschen der abvisceralen Schlagzahl muß bei der guten Durchlüftung unabhängig von Atemnot sein und ist möglicherweise bedingt durch im Wasser angesammelte Stoffwechselprodukte. Es gelang nur in einem Falle durch Einbringen in sauerstoffreies Wasser ein schwaches Überwiegen der advisceralen Pulse zu erzielen. Bei den übrigen vier Kolonien wurden durch geringes Steigen der advisceralen und starkes Herabmindern der abvisceralen

Tabelle VI.
Temp.: 19° C.

abv.	adv.
278	1
992	3
172	31
217	23
577	48
428	2
374	22

Pulse nur annähernd normal zusammengesetzte Pulsationsreihen erzielt.

Vergleichen wir diese Resultate mit denen, welche an Versuchsobjekten in demselben Atemwasser ohne Durchlüftung gemacht sind. Bloßer Sauerstoffmangel könnte hier nur Steigen der advisceralen Pulszahl verursachen. Daß indessen auch in den abvisceralen Reihen zunächst die Pulszahl wächst, mag wie bei den mit Ulva aufbewahrten Tieren an der Wirkung von Stoffwechselprodukten liegen. Das gleichzeitige numerische Anwachsen beider Reihen ist die Doppelwirkung von Sauerstoffmangel und Stoffwechselprodukten. Infolge der stärkeren Wirkung der Atemnot tritt hinterher eine Prädominanz der advisceralen Pulse ein.

Leider konnten diese Fragen infolge späterer Ergebnislosigkeit der Fänge nicht völlig geklärt werden, und die Ausführungen des letzten Abschnittes über die wahrscheinliche Wirkung der Stoffwechselprodukte bedürfen weiterer Forschung. Sicher zeigen uns die Befunde, daß durch Veränderungen der Umgebung, die wahrscheinlich den Chemismus des Wassers betreffen, das Verhältnis ad- zu abvisceraler Schlagzahl verschoben werden kann.

Ähnlich ist das Verhalten von Botryllen bei Atemnnot. Infolge der geringeren Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel bei diesen festsitzenden Tieren gegenüber den flottierenden Pyrosomen tritt bei Erstickung ein Überwiegen der advisceralen Pulszahl wesentlich später ein. Die advisceralen Reihen wuchsen auch dann, wenn ihre Schlagzahl vor dem Einbringen in sauerstoffarmes Wasser bereits die höhere war. Ein andrer Punkt trat bei diesen Tieren infolge der langsam eintretenden Verkleinerung der abvisceralen Schlagzahl deutlicher hervor als bei Pyrosomen, nämlich eine Verschiebung des Verhältnisses der Frequenzen in den entgegengesetzten Schlagreihen. Während unter normalen Bedingungen die Frequenz der längeren abvisceralen Reihen um ein weniges höher ist als in den entgegengesetzten, wird einige Zeit nach dem Übertragen in sauerstoffreies Wasser der Wert der Durchschnittsfrequenz in der advisceralen Reihe merklich höher als in der abvisceralen.

Mit der Tatsache, daß auch hier Sauerstoffmangel die advisceralen Pulse zum numerischen Überwiegen bringt, läßt sich eine meiner Beobachtungen an in demselben großen Steinbecken gehaltenen Botryllen erklären, welches durch einen starken Strom Meerwasser dauernd gespeist wurde. Während im Dezember und Januar die Zahl der abvisceralen Pulse fast durchweg dominierte, war im Mai das Umgekehrte

der Fall. Es ist wahrscheinlich, daß dieser auffallende Unterschied durch den zu beiden Zeiten verschiedenen Sauerstoffgehalt des Wassers bedingt worden ist. Leider habe ich im Winter die Temperatur des Beckens nicht gemessen, doch ist anzunehmen, daß mit der im Mai schon recht hohen Wassertemperatur die Löslichkeitsfähigkeit für Gase im Meerwasser und damit der Sauerstoffgehalt bis unter die Schwelle gesunken ist, oberhalb welcher in den Herzen der Botryllen der Bruch ab-: adviscerale Schlagzahl größer als eins ist.

Einfluß der Temperaturveränderung auf das Herz.

Dieser Punkt ist am Tunikatenherzen bisher wenig experimentell untersucht worden. Knolls (1903) Angaben über *Ciona intestinalis, Phallusia mentula* und *Salpa maxima, pinnata* und *bicaudata* sind kurz folgende. Mit ansteigender Temperatur wächst die Energie und Frequenz der Herzbewegung bis 32° C. »Dann trat Abschwächung auf, die Pausen wurden länger, sowie die Umkehr der Bewegungsrichtung häufiger, es kam auch zu diastolischen Pausen ohne Umkehr, die zuweilen recht lange währten, und nachdem hierbei die Frequenz des Herzschlages im ganzen wieder etwas gesunken war, trat bei 35°—38° C. Stillstand in Diastole ein.« Nicolai (1908) kommt zu dem Schlusse, daß die Frequenz innerhalb der von ihm gewählten Grenzen (7—20° C.) eine annähernd geradlinige Funktion der Temperatur ist und sich gegen die höheren Temperaturen hin einem Maximum nähert. Durch Erhöhung der Temperatur scheine auch die absolute Zeitdauer der Pulsreihen erniedrigt zu werden.

Die Versuchsanordnung bei meinen Experimenten war derart, daß das Gefäß mit den Objekten in ein größeres gestellt wurde, in das Eis oder heißes Wasser allmählich eingegeben wurde. Leider konnten, da der Morse-Apparat nur bestimmte Zeit lief und ich ohne Hilfsperson die Temperatur selbst regulieren mußte, keine ununterbrochenen Tabellen erhalten werden, und die Temperaturveränderung konnte beim Erhitzen nicht mit gleichmäßiger Schnelligkeit während des ganzen Versuches erfolgen. Dennoch ergaben sich bei genügend wiederholtem Experimentieren Resultate, die mit denen der zitierten Autoren vielfach übereinstimmen.

Zur Kontrolle etwa störender Nebeneinflüsse wurde ein und dasselbe Individuum einer Steigerung und folgender Herabsetzung der Temperatur ausgesetzt und umgekehrt. Es ergaben sich so, falls die Temperatur nicht zu hoch wurde, oder die Versuchsobjekte nicht zu lange Zeit stark gekühlt wurden, Resultate, die mit denen harmonieren,

welche bei Tieren infolge Temperaturvariation in nur einer Richtung erhalten wurden. Nur so war es mir möglich, vollständige Tabellen bis zum in einer Richtung erreichten Maximum zu erhalten.

Die Veränderungen, welche die Temperaturvariation hervorruft, beziehen sich auf

1) die Frequenz,
2) die zeitliche Länge,
3) die Schlagzahl,
4) die Pausen.

ad 1) Die Veränderungen der Frequenz sind beim Kühlen sowie Erwärmen sehr auffällig und finden im Laufe der sich folgenden ein-

Tabelle VIIa.

adv.				abv.			
n	t	fr	P	n	t	fr	P
108	134	48,3	1,2	134	164	49,1	4
106	134	47,4	3,4	136	170	47,9	2,5
140	171	49,3	1,2	143	173	49,6	2,1
109	136	48,2	3,1	125	153	49	2,3

Tabelle

Richtung	n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}
adv.	150	207	43,4	4,1	43,4	45,3	43,5	44,2	45,7	46,9	47,1	45,9	44,1	44	43,2	42,2	41.8
abv.	207	350	35,4	4,6	33,3	39,8	39,1	39,3	38,4	38,4	37,6	37,7	37,3	37	35,8	37,1	36.5
adv.	241	548	26,4	6,2	32,1	29,6	28,6	28,3	28,2	28,6	27	26,6	27	26,8	27,4	26,5	28,1
abv.	274	848	19,4	7,2	17,6	20	18,8	21,7	21,7	30	21,3	20,8	20,9	20,7	19,6	20,1	18,4
adv.	230	714	19,3	10	17	19,4	21,3	21,6	22,8	21,1	21,2	21,1	20,7	20,7	20,3	18,8	19,9
abv.	327	1220	16,1	21,4	13,7	14,6	17	17,9	17,7	17,6	17,4	17,3	17,1	17	16,9	17	16,9

fachen Reihen allmählich statt. Die Frequenz fällt beim Abkühlen bis zur Kältelähmung des Herzens dauernd mit der Temperatur und wächst beim Erhöhen bis zu einem gewissen Grade (etwa 31° C.), oberhalb dessen sie eine zeitlang annähernd konstant bleiben kann, bis sich bei noch höherer Temperatur wieder geringer Fall geltend macht. Dies Resultat harmoniert allerdings wenig mit Nicolai (1908), nach dem die höchste Frequenz bei 17° oder 18° erreicht wird, nähert sich aber stark Knolls Angaben. Es stimmt mit den Reaktionen auf Hitzewirkung in der Herztätigkeit bei andern Wirbellosen (Carlson, 1906,

Knoll 1893) überein. Indessen kamen bei *Pyrosoma* wie *Botryllus* auch Fälle vor, in denen nach eingetretener Konstanz bei 31° kein Frequenzfall mehr beobachtet werden konnte bis zum Sistieren der Herzrhythmik, das in der Regel bei 36° bei *Pyrosoma* und zwischen 36° und 38° bei *Botryllus* eintrat. Oberhalb 32° erscheint die Herzrhythmik vielfach, bei 35° stets gestört, es treten unvermittelt lange Pausen auf, das Herz beginnt zusammenzufallen, und es zeigen sich mehr und mehr die Absterbeerscheinungen; eine Feststellung der Frequenz ist dann nicht mehr möglich. Daß der Stillstand des überwärmten Herzens keine Folge von Muskeleiweißgerinnung sein kann, zeigt der Umstand, daß in den meisten Fällen die Peristaltik wieder einsetzt, wenn man sofort nach der Wärmelähmung das Herz einem langsamen Temperaturfalle aussetzt. Geringes Erwärmen über das Maximum hinaus schaltet diese Möglichkeit für immer aus. Das Temperaturminimum für die Herzarbeit bei *Pyrosoma* scheint bei etwa + 1° C. zu liegen; störende Unregelmäßigkeiten stellen sich auch hier vor dem Stillstande ein, zuweilen schon bei 6° C., während in andern Fällen noch bei + 3° reguläre Pulsfolge konstatiert wurde.

Die Folgewirkung der Temperatur betrifft natürlich auch die Dauer des Verlaufes der einzelnen Wellen über das Herz, da die Leitfähigkeit

VIIb.

fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}	fr_{18}	fr_{19}	fr_{20}	fr_{21}	fr_{22}	fr_{23}	fr_{24}	fr_{25}	fr_{26}	fr_{27}	fr_{28}	fr_{29}	fr_{30}	fr_{31}	fr_{32}	fr_{33}
41,1	38,9	36,9																		
35,8	35,6	34,1	33,3	32,2	32,1	31,7	28,8	28,8												
28	26,8	26,7	25,3	24,8	24,9	24,6	25,7	22,8	22,8	21,9	20,7									
19,1	19,3	19,3	18,9	19	18,7	18,5	18,8	18,7	17,8	18,3	17,3	17,4	16,1	15,7	16,9					
19,5	20,7	19,4	18,8	19,8	19,8	17,5	17,8	16,4	14,6	13,7										
16,8	16,7	16,9	16,6	16,6	16,3	16,4	16,3	16,2	14,3	15,8	16	15,4	14,8	15,8	16	15,6	14,8	16,2	12,6	12,4

im Herzen durch Wärme erhöht wird. Genaue Messungen sind bei der Kleinheit des Objektes sehr erschwert, namentlich bei der überaus gesteigerten Herztätigkeit in der Wärme. Die Ablaufsdauer einer Kontraktionswelle wächst umgekehrt wie die Temperatur. Ein Beispiel für ein mittelgroßes Individuum sei hier in nebenstehender Tabelle angeführt. Die Werte können selbstverständlich nicht als mathematisch genau angesehen

t in C°	Pulsdauer in Sekunden
7,5	4,4
8,0	4,0
11,0	2,3
11,5	2,0
25,0	0,5

werden, sie sind mit Hilfe der konstanten Geräusche einer Taschenuhr aufgenommen. Über die Beeinflussung der Zahl gleichzeitig das Herz einschnürender Wellen siehe S. 456.

ad 2) Die zeitliche Länge der einzelnen Pulsreihen ist bei *Pyrosoma* wie *Botryllus* deutlich und wesentlich stärker als bei Nicolai durch die Temperatur modifiziert. Genannter Autor gibt zu, daß seine Versuche zu wenige sind, um die Angabe einwandfreier Mittelzahlen zu gestatten, hält es jedoch für wahrscheinlich, daß die zeitlich kürzesten Pulsationsreihen bei 14—16° C. liegen. Nach meinen Befunden fällt die absolute Länge der Pulsreihen umgekehrt wie die Temperatur vom Minimum bis zu etwa 31° C. Danach kann infolge der verlangsamten Frequenz und Eintreten von Pausen wieder längere Zeit zwischen zwei Wechselpausen vergehen.

ad 3) Aus dem oben (S. 475) zitierten Satze von Knoll glaube ich entnehmen zu dürfen, daß oberhalb von 32° eine Verkürzung der Schlagzahl in den Reihen eingetreten ist. Direkte Angaben fehlen bei ihm, da seine Aufmerksamkeit infolge der Versuche an Krustern und Mollusken vornehmlich der Frequenzänderung gilt. Nicolai meint: »Die Zahl der Pulse nimmt mit der Temperatur stetig zu.« Meine Untersuchungen ergaben das Gegenteil, am klarsten bei *Botryllus*. Wie die zeitliche Länge der Reihen, so erfährt auch die Schlagzahl eine deutliche Vermehrung oder Verminderung, umgekehrt wie die Temperatur. In der Kälte tritt das Anwachsen der Schlagzahlen deutlicher hervor als ihr Fall beim Erwärmen über normale Wassertemperatur. Hier zeigt sich in vereinzelten Fällen zwar die Frequenzerhöhung, nicht aber die Reihenverkürzung. Niemals jedoch trat mit der Erhöhung der Temperatur eine numerische Reihenverlängerung ein. In der Nähe des Temperaturminimums und -maximums, vor allem des letzteren, machen die eintretenden Unregelmäßigkeiten eine genaue Feststellung der Zahlen fast unmöglich. Zuweilen finden sich kurz vor dem Wärmestillstande etwas längere Reihen neben minimal kurzen. Reihenverkürzung vor dem Kältestillstande bleibt aus.

Daß bei der Erhöhung der Temperatur von 20° aufwärts eine weitere Reihenverkürzung öfters nicht mehr eintritt, liegt vielleicht an der abnehmenden Menge gelösten Sauerstoffes und dem mit der Temperatur gesteigerten Stoffwechsel der Objekte. Es entspricht dieser Anschauung, daß verschiedentlich bei Temperatursteigerung der Bruch ad-: abvisceraler Pulszahl größer als 1 wurde. Diese Erscheinung kann natürlich nicht so ausgeprägt und regelmäßig sein wie beim völligen Sauerstoffmangel, da das Herz bei durch Temperatursteigerung

bedingter Atemnot wahrscheinlich vielleicht infolge von noch im Organismus vorhandenen disponiblem Sauerstoff einige Zeit braucht, um advisceralePulse in höherer Anzahl hervorbringen zu können. Bei schneller Temperatursteigerung muß der Herzstillstand deshalb vor Ablauf der Reaktionszeit auf Sauerstoffmangel eintreten.

ad 4) Es ist schwierig, über ein Variieren der Wechselpausendauer infolge der Temperatur genaue Angaben zu machen, da dieselbe bekanntlich schon im Normalzustande beträchtlichen Schwankungen unterliegt. Aus meinen aufgenommenen Tabellen geht hervor, daß sicherlich unterhalb 10° C. sie deutlich verlängert erscheint. Entsprechend finden sich von 25° aufwärts durchschnittlich kürzere Wechselpausen. Lange Wechselpausen treten dann wieder, wie Knoll bereits für die von ihm untersuchten Tunikaten angibt, bei 32° ein, erreichen jedoch nicht die Ausdehnung wie vor dem Kältestillstande.

Absterbeerscheinungen.

Sie sind in den einzelnen Kapiteln zum Teil erwähnt und sollen hier rekapituliert werden. Ihre Kenntnis ist ein unbedingtes Erfordernis, wenn man experimentell die Wirkung äußerer Einflüsse auf den Herzschlag studieren will.

Die ersten Zeichen des nahenden Herztodes sind wie bei Salpen (Schultze 1901, S. 251) Störungen in der Koordination der Bewegungen. Am Ende einer advisceralen Reihe treten z. B. am advisceralen Herzende antiperistaltische Zuckungen auf, welche allmählich zu abvisceralen Wellen werden und den advisceralen entgegenlaufen. Es findet eine zeitlang Kampf entgegengesetzter Wellen statt, in welchem die abvisceralen allmählich siegen, d. h. der Treffpunkt der sich entgegenlaufenden Wellen rückt mit jeder advisceralen Pulsation mehr dem hypobranchialen Herzende zu, bis er dies erreicht und die advisceralen Pulse verschwunden sind. Ebenso kann die entgegengesetzte Pulsreihe einsetzen. Solche antiperistaltischen Zuckungen und entgegenlaufenden Wellen können inmitten der Pulsreihe zeitweise auftreten und wieder verschwinden, ohne die Oberhand zu gewinnen.

In andern Fällen erschien der Kampf entgegenlaufender Pulse konstant nur am Ende der Pulsreihen in einer Richtung, während die entgegengesetzten Reihen regulär mit Frequenzfall und folgender Wechselpause endeten. Dies Verhalten kann bei sonst regelmäßiger Peristaltik sehr lange beibehalten werden, bevor der völlige Herzstillstand eintritt. Der Wellenkampf macht ein Feststellen der Schlagzahl unmöglich. Häufig erfolgen zu Anfang der Reihen am jeweils venösen

Herzende lediglich Kontraktionen, welche erst allmählich kräftiger werden und zu Wellen anwachsen. Die Wellen selbst machen an beliebigen Herzstellen Halt, laufen nach kurzem Aufenthalte selbständig weiter oder lassen sich von der nächstfolgenden aufnehmen oder verschwinden mit deren Einsetzen. Die Verlangsamung des Wellenverlaufes an den Herzenden gewinnt mit dem nahenden Tode an Deutlichkeit. Es stellen sich des weiteren krampfhafte Kontraktionen ein. Vor dem Tode machen sich ferner starke Frequenzschwankungen innerhalb der Reihen bemerkbar, und die Durchschnittsfrequenz der einzelnen gleichgerichteten Pulsationsreihen differiert stärker als im gesunden Individuum. Dies ist zum Teil die Folge unvermittelt in den Reihen auftretender langer Pausen. Nicht selten wird durch sie eine echte Wechselpause vorgetäuscht, indem die Frequenz vor ihrem Auftreten wie am Ende einer Reihe fällt. Nach Verlauf der Pause erfolgen aber wieder Pulse in derselben Direktion mit anwachsender Frequenz. Es findet sich somit die von Schultze bei Salpen beobachtete Periodizität innerhalb von enorm verlängerten Pulsreihen bei *Pyrosoma* wieder. Die Wechselpause kann völlig verschwinden oder enorm verlängert werden. Mit den Schwankungen von Frequenz und Schlagzahlen geht eine stark variierende Zeitdauer der Pulsationsreihen Hand in Hand. Mehrere Wellen verlaufen nicht selten gleichzeitig über den Herzbeutel und schreiten in einem Bezirk oder der Gesamtausdehnung des Herzens zitternd und holprig fort.

Weiterhin sind allmählich stärker werdende Herzformveränderungen zu bemerken. Der sonst dem Pericard straff anliegende Herzbeutel zeigt zunächst hier und dort dauernde Kontraktionsfalten und fällt schließlich, von der Mitte nach den Enden zu forschreitend, faltig zusammen. Das Herz erhält dadurch die Form, wie wir sie an konserviertem Material in mannigfachen Abstufungen finden. Mit dem Zusammenfallen werden die Kontraktionen so schwach, daß die Körperflüssigkeit nach anfänglichem Hin- und Herpendeln in den Gefäßen nicht mehr fortbewegt wird. Die Wellen lassen sich dann nur noch an den gespannten Herzenden als solche erkennen, während über die zusammengefallene Mitte nur ein Beben zieht. Vollkommener Herzzusammenfall macht es unmöglich, zu erkennen, von welchem Herzende die Bewegung ausgeht.

Der völlige Herzstillstand tritt zuerst bei den ältesten Individuen des Stockes auf; wenn sie schon völlig undurchsichtig geworden sind und selbst die Flimmerbewegung ihrer Branchien aufgehört hat, schlagen die Herzen der jungen Knospen noch bis 32 Stunden lang weiter. Legt

man große Kolonien in ein enges Wasserbecken, so fallen die Ascidiozooide allmählich aus ihrer Celluloseumhüllung heraus. Es wurde bei solchen, auf dem Gefäßboden liegenden Tieren vielfach noch unregelmäßige Herztätigkeit konstatiert.

Cyathozoid.

Das Herz.

Lage und Form.

Taf. XV, Fig. 2; Taf. XVI, Fig. 10.

Lage und Form des Herzens des Cyathozoids sind durch die Untersuchungen SALENSKYS (1892) und JULINS (1912) geklärt worden. Es besteht, da es ventral am hinteren Ende des Pharynx durch Einstülpung der Pericardblase hervorgeht, ebenfalls aus dem inneren eigentlichen Herzbeutel und dem Pericard. Außer an den beiden Enden verschließt auch hier das Entoderm an der Raphe das Herzlumen. Folgende Worte JULINS (S. 833) zeichnen die Lage des ausgebildeten Herzens: »L'organe cardio-péricardiaque du cyathozoid est disposé de telle sorte que des deux orifices terminaux de la cavité cardiaque, l'un, le proximal ou antérieur, débouche au dessus du pharynx, tandisque l'autre, l'orifice distal ou postérieur, très rapproché de l'éxtremité d'origine du premier tube d'union qui rattache, est situé sous le pharynx. On pourrait donc les appeler respectivement l'orifice cardiaque dorsal et l'orifice cardiaque ventral. Il résulte de cette disposition que, quand l'onde de contraction du cœur du cyathozoide se propage d'avant en arrière, le sang est chassé dans le sinus sanguin profond du premier tube d'union, tandisque, quand l'onde de contraction se propage en sens inverse, le sang est chassé dans le sinus superficiel du premier tube d'union.« Die Histologie ist dieselbe wie beim Ascidiozoid.

Physiologisches.

1. Methode.

Die Kleinheit des Cyathozoids macht es unmöglich, die Objekte in ihrer natürlichen Lage in der mütterlichen Kloake zu beobachten. Es wurden deshalb aus großen Kolonien Querringe geschnitten, wobei die Embryonen herausfallen. Mit einer weiten Pipette isoliert, ermöglichen sie dann die mikroskopische Beobachtung. Freilich werden die Versuchsobjekte dabei meist starken Reizen ausgesetzt sein, und es erklären sich daraus die zahlreichen Verschiedenheiten bezüglich der Herzarbeit. Die genaue Form der Herzbewegung läßt sich hier in-

folge der übergelagerten Zellen und des undurchsichtigen Dotters schwer ermitteln. Sie gleicht im wesentlichen der beim Ascidiozoid.

Zum Verständnis der folgenden Tabellen (VIII u. IX) sei erwähnt, daß die Pulse, welche das Blut aus dem Herzen direkt in den Stolo treiben, adstolon, die in entgegengesetzter Richtung, also zur Kloake gerichteten, abstolon genannt werden.

Die einzigen Angaben über den Herzschlag beim Cyathozoid bringt Pavesi (1872): »Le cœur de la nourrice présente le phénomène d'alternance tous les 37, 39, 40 ou 50 battements. L'observation des coeurs des embryons m'a donné les chiffres suivants: 74 battements dans un sens, puis 33 dans l'autre, après cela 133, 68, 139, 48, 28, 65, 35, 27 etc.«

2. Die Schlagzahlen.

In allen untersuchten Ammen in den verschiedensten Stadien der Entwicklung waren die absoluten Schlagzahlen auffallend höher als bei Ascidiozoiden unter gleichen Bedingungen (vgl. Tab. VIII u. IX).

Tabelle VIII.

adstolon				abstolon			
n	t	fr	P	n	t	fr	P
131	141	55,6	3,3	148	173	51,3	5,6
136	148	55,2	2,2	156	163	57,5	6,7
127	134	57	4	159	152	62,6	6,6

Gleiche Schlagzahlen in den sich folgenden gleichgerichteten Reihen sind auch hier überaus selten. Das gelegentliche Auftreten von sprungweisem Anwachsen der Pulszahlen scheint auf eine ähnliche Wirkung mechanischer Reize wie beim Ascidiozoid (vgl. S. 466) schließen zu lassen. Nach langer Gefangenschaft finden sich nicht selten enorm verlängerte Reihen.

Die relative Länge der ad- und abstolonen Reihen gestattet weit schwerer eine Regel aufzustellen als beim Ascidiozoid. In 64% der untersuchten Objekte war die Schlagzahl in den abstolonen Reihen größer.

Für die Zeitdauer der Reihe gilt das für das Ascidiozoid Gesagte.

3. Frequenz.

Die Frequenz in den Reihen steigt meist schnell an und fällt dann nach dem erreichten Maximum bis zum Ende, besonders mit den letzten

Tabelle IX.

Abstolone Reihen

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}	fr_{18}	fr_{19}	fr_{20}	fr_{21}	fr_{22}	fr_{23}	fr_{24}	fr_{25}	fr_{26}
250	243,1	61,7	2	66,9	68	68	66,8	65,3	65	64,8	65,5	65,3	64,7	64	64,5	63,3	63,5	62,8	63	62,3	62,8	61,6	61,3	60,5	59,1	58,3	54,4	49,5	33,3	
252	249	60,7	3,3	66,9	67,2	67,4	62	65,5	65,3	64,9	63,1	64,6	64,2	63	63,3	61,9	62	62,3	60,9	61,1	62,3	62,5	60,9	60,7	58,7	58,9	57,7	55,6	51	24,7
246	234	63	3,9	71,6	70,3	70,3	68,6	69,1	66,6	65	64,8	63,5	65,3	64,2	63	62,8	62,8	62,4	62,8	62,4	62	62,8	62,1	62,5	60,1	57,8	57	52,6	44,6	
222	212	62,8	4,8	52	77	72,2	70,9	70	68,7	66,5	66,3	66,1	66,3	65,8	64	64,2	61,6	61,3	61,1	60,7	60,4	59,9	58,6	58,7	57,5	39,6	58,1			

Adstolone Reihen

n	t	fr	P	fr_{1a}	fr_{1b}	fr_2	fr_3	fr_4	fr_5	fr_6	fr_7	fr_8	fr_9	fr_{10}	fr_{11}	fr_{12}	fr_{13}	fr_{14}	fr_{15}	fr_{16}	fr_{17}	fr_{18}	fr_{19}	fr_{20}	fr_{21}	fr_{22}	fr_{23}
224	226	59,7	6	52,3	68	65,5	68,3	69,7	71,6	62,3	62	62,8	61,7	60,9	60,9	59,6	58,9	59,3	59,3	57,9	57,8	56,3	55,9	54,6	53,7	53	40,1
223	234	57,2	4,5	51,5	54,8	64,4	65,8	61,2	61	60,4	59,8	58,9	58,9	58,8	59,3	59,8	59,1	58,3	57,7	57,3	56,5	55,5	55,1	55	54,4	52,5	39,8
206	213	56,7	4,2	36,2	52	58,7	61,1	63,7	64,7	61,6	60,4	60,2	59,4	61	62,4	62,1	61,6	61,6	60,4	57,9	57,1	53,2	52,2	48	32,1		
216	220	58,9	2,3	37,1	66,9	68	63,3	63,5	64,6	62,8	62,4	61,4	60,8	62	61,8	61,1	59,2	59,7	59,6	59,2	59,6	60,4	59,1	56,1	54,4	33,2	

Schlägen. Stellenweise kann eine zeitlang Konstanz eintreten (vgl. Tab. VIII u. IX).

Auch hier können die Reihen mit Maximalfrequenz beginnen und bis zur Wechselpause stetiges Sinken zeigen.

Die relative Durchschnittsfrequenz der Reihen zeigt ebenfalls mehr wie beim Ascidiozoid alle Möglichkeiten. Unabhängig von der relativen Schlagzahl ist die Frequenz bald in ab-, bald in adstolonen Reihen höher, und das Verhältnis abstoloner durch adstolone Schlagzahl und Frequenz kehrt sich bei demselben Individuum nach einigen Pulsreihen ohne kontrollierbare Einflüsse oft um. 60% zeigten in den abstolonen Pulsreihen höhere Frequenz als in den entgegengesetzten. Im allgemeinen ist die Schlagfolge schneller als im Ascidiozoid.

Die Wechselpausen und die in den Reihen auftretenden Pausen gleichen denen des Ascidiozoids.

Bei Pavesi (1872) findet sich: »Tant que le cœur de la nourrice existe en même temps ques le cœurs des embryons, les mouvements de ces derniers sont synchrônes entre eux, mais non avec celui de la première.« Ich muß dem Forscher auch in diesem Punkte entgegentreten. Die Herzen der vier Primärknospen arbeiten völlig unabhängig voneinander. Freilich kann zufällig einmal synchrone Herztätigkeit zwischen einzelnen oder allen angetroffen werden. Im übrigen gleichen sie in der Physiologie des Herzens den Sekundärknospen und zeigen, wenn das Cyathozoid resorbiert ist, als fast gleichaltrige Tiere annähernd dieselben Werte für die erwähnten Punkte des Herzschlages.

Der Kreislauf.

Taf. XV, Fig. 2.

Ihm widmet Pavesi gleichfalls seine Aufmerksamkeit. Er hebt hervor, daß die zwei Verbindungsgefäße von der Amme zum Stolo abwechselnd als Arterie und Vene funktionieren. Der Gesamtkreislauf ist nach ihm geschlossen durch das Cyathozoid und anderseits durch das distale Stoloende.

Wenn der eigentliche aus der Keimscheibe hervorgegangene Embryo noch der Dotterblase kappenförmig aufsitzt, bewegt sich die Körperflüssigkeit in der primitiven Leibeshöhle nur so weit, als das Ectoderm reicht, also zwischen Ectoderm, Entoderm und dem an die Keimscheibe grenzenden Dotter. Ist die gesamte Dottermenge in den Embryo eingerückt, wird sie also ringsum vom Ectoderm umfaßt (Salenskys Stadium *L*), so umströmt sie das Blut auch allseitig. Ein Eindringen in die Dottermasse findet nicht statt.

Der Kreislauf findet nun umgekehrt statt, wie es JULIN annimmt. Bei adstolonen Pulsen strömt das Blut direkt aus dem Herzen in das äußere oder, wenn man in der Medianebene der jungen Kolonie auf den Stolo blickt, obere Stolonengefäß, welches zwischen Ectoderm und Entodermlamelle verläuft. Nach dem Durchlaufen der Knospen kehrt es durch den »sinus sanguin profond du premier tube d'union« ins Cyathozoid zurück, verläuft rechts und links des Dotters am hinteren Ende der Keimscheibe, wendet sich nach vorn, bespült beiderseits das Entodermrohr (Pharynx) und das Ganglion und tritt wieder in das vordere Herzende ein. Bei abstolonen Pulsen sind die Verhältnisse naturgemäß umgekehrt. Die geringe Anzahl der anfänglichen Blutkanäle nimmt mit dem Umwachsen des Dotters zu, welcher schließlich überall von Flüssigkeit umspült erscheint.

Bei der bekannten Resorption des Cyathozoids durch seine vier Knospen zeichnet sich das Herz wie bei den Synascidien (PIZON 1899, 1900) durch gewaltige Lebenskraft aus. Es ist dasjenige Organ, welches zu allerletzt seine Funktion einstellt, und bereits stark resorbierte Tiere scheinen nur noch aus dem Ectoderm und dem großen, noch kräftig arbeitenden pulsierenden Organ zu bestehen. Der Kreislauf in den Knospen, der sich Hand in Hand mit der Entwicklung ihrer Organe (SALENSKY, JULIN) ausbildet, wird vom Herzen des Cyathozoids bestimmt. Das späte Absterben des Ammenherzens hat eine große Bedeutung für die Resorption; es treibt, bis es schließlich den letzten Rest der Besitzerin bildet, die Bestandteile der Amme, Dotter sowie lebende Zellen, in die Knospen, wo sie sich festsetzen können. Man kann direkt beobachten, wie von dem kräftigen Blutstrome die Dotterpartikelchen langsam gelockert und dann plötzlich in die Knospen mitgerissen werden.

Das Zurückwandern der ausgewanderten Bestandteile aus den Knospen hindert das Schwanken, welches die Entodermlamelle in Verbindungskanal durch die Blutumkehr erleidet. Es wird das jeweils arterielle Gefäß, besonders wenn der Verbindungsstrang sehr lang ist, stark erweitert, während das venöse derart verengt wird, daß es von den größeren einmal in die Knospen gewanderten Partikeln nicht mehr passiert werden kann.

Bemerkungen zum Leuchten.

Die Entwicklung der Leuchtorgane ist neuerdings von JULIN (1912) genau studiert worden. Seine eingehende histologische Darstellung ist so zutreffend, daß ich nichts hinzuzufügen vermag. Auch ich konnte

im Gegensatz zu Panceri mit Osmiumtetroxyd, Färbung mit Alkanarot oder Sudan III kein Fett in den Leuchtzellen nachweisen. Dubois (1911) isolierte bei *Pholas dactylus* zwei Substanzen, welche er Luciferin und Luciferase nennt und durch deren indirekte Oxydation das Licht entstehen soll. Alle meine Bemühungen, diese Stoffe aus ganzen oder feinzerriebenen *Pyrosoma*-Stöcken durch geeignete Extraktion zu isolieren, schlugen fehl. Daß das Licht hier ebenfalls nicht durch direkte Oxydation einer Leuchtsubstanz zustandekommen kann, zeigt die Wirkung von Cyankali und Chloralhydrat, welche bekanntlich die Oxydation in tierischen Zellen unterdrücken; Zusatz von einer dieser Substanzen zum Seewasser löst das Licht aus und läßt es oft über eine Stunde lang bestehen. Nach dem Erlöschen läßt es sich sogar durch Berühren der Kolonie wieder hervorrufen.

Aus den Angaben Meyens (1834), Pérons (1804) und Bennets (1833) glaubt Neumann (Bronn) als wahrscheinlich annehmen zu dürfen, »daß alle oder wenigstens einzelne Teile des Eingeweideknäuels Licht auszusenden vermögen«, zumal da ein schwaches Leuchten des Salpennucleus bekannt ist. Nach meinen Befunden an unversehrten Individuen und herauspräparierten Eingeweiden zeigen Hoden und Darmtractus keinerlei Lumineszenz auf alle Reize, die das Licht sonst hervorrufen. Es leuchten allein die Leuchtorgane, das Ovar und die in den Kloaken liegenden Embryonen, und ich nehme an, daß die genannten Forscher durch die letzten beiden dazu verleitet worden sind, in dem Ösophagus oder Hoden den Sitz des Lichtes zu vermuten.

Über die Farbe des Lichtes finden sich bei den verschiedenen Autoren abweichende Angaben. Nach Péron soll das Licht sogar von aurorafarben zu orange, grünlich und schließlich himmelblau übergehen. Es gelang mir bei *Pyrosoma giganteum* nicht, durch verschiedene Reize bei allen entstehenden Lichtstärken eine andere Färbung als grünlich-blau zu erzielen. Bei Polimanti findet sich die Angabe: »Eine konstant von mir bei der Phosphoreszenz von *Pyrosoma* beobachtete Tatsache ist die, daß in dem Maße wie das Tier zerfällt, nicht mehr jenes charakteristische grüne Licht ausgesandt wird, sondern ein rötliches, d. h. stärker brechbare Strahlen werden durch weniger brechbare ersetzt.« Diese Erscheinung fiel auch mir bei absterbenden Kolonien auf. Indessen glaube ich sie einfacher erklären zu müssen. Die absterbenden Individuen trüben sich und nehmen, während sie im Leben mit Ausnahme der pigmentierten Stellen (Hoden, Ösophagus, Magen) vollkommen durchsichtig sind, eine gelbe und mehr und mehr rote Färbung an, wohl durch das Auswandern des Pigmentes. Die ältesten

Individuen beginnen damit, während die Knospen, nachdem sie ihre Gefäßverbindung vom Muttertiere abgeschnürt haben, bei eigener Herztätigkeit noch eine zeitlang weiter leben können. Außer ihnen behalten auch die rötlich getrübten Tiere zunächst ihr Leuchtvermögen. Sämtliche aus der Kolonie kommenden Lichtstrahlen müssen zum Teil die rötlich getrübten Körper passieren, wenn sie zum Auge des Beobachters gelangen sollen, und allein aus diesem Grunde erscheint das erzeugte Licht rötlich.

Außer Panceri befaßte sich neuerdings Polimanti sehr eingehend mit dem Studium von mechanischen und elektrischen Reizen, welche die Kolonie zum Leuchten zu bringen imstande sind. Beim Nachprüfen der chemischen Stoffe, welche nach erstgenanntem Forscher das Licht hervorrufen, fand ich eine andre Wirkung des Alkohols. Nach Panceri löst er dauerndes Licht aus, welches nach 15—25 Minuten erlischt. Nach meinen Befunden findet dies wirklich statt, wenn man auf einmal größere Mengen davon dem Seewasser zusetzt oder die Tiere in Alkohol wirft. Vorsichtiges tropfenweises Beigeben von Alkohol zeitigt jedoch ganz andre Wirkung. An keiner Stelle der Kolonie zeigt sich Licht, und hat man genügende Mengen angewandt, so ist es unmöglich, durch irgendwelche Reize Leuchteffekte zu erzielen. Alkohol zeigt bezüglich des Leuchtvermögens ebenfalls narkotisierende Wirkung, und es ist möglich, daß bei einmaligem reichlichen Zusetzen die mechanische Wirkung der entstehenden Diffusionsströme stark in Betracht kommt.

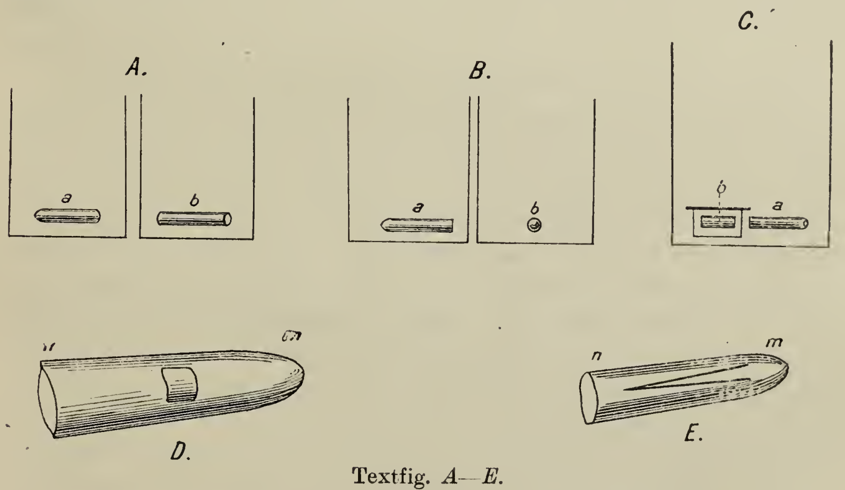
Bezüglich der Wirkung des Lichtes auf die Leuchtfähigkeit äußert sich Panceri dahin, daß *Pyromosa* sich gleichgültig gegenüber dem Einfluß von Sonnenlicht erweist. Polimanti entnehme ich: »Ein auf das *Pyrosoma* mit einer elektrischen Lampe von 32 Kerzen ausgeübter Lichtreiz bewirkt fast immer, je nach des Tieres Befinden, ein Leuchten der ganzen Kolonie. Wenn man aber eine elektrische Lampe von geringerer Kerzenstärke benutzt, so erzielt man fast nie ein Leuchten auf reflektorischem Wege, und die Resultate sind sehr unsicher«, und auf S. 529: »Mithin hat das Licht eines *Pyrosoma* keine Wirkung auf Tiere derselben Gattung; kurz, es liegt unterhalb der Reizschwelle und vermag nicht, eine Reizwirkung auszuüben.« Noch ehe ich diese Abhandlung kannte, machte ich den interessanten Befund, daß, wenn zwei frische *Pyrosoma*-Kolonien in nicht zu weiter Entfernung voneinander sich befinden, das Licht des einen unter günstigen Umständen auch das des andern auslöst. Um eine Nebenwirkung der Wassererschütterung auszuschalten, wurden zwei Kolonien in zwei Glasgefäßen auf zwei Tische dicht nebeneinander gestellt.

War bei der Versuchsanordnung des Schema *B* das durch Reize direkt zum Leuchten gebrachte Tier *a*, so trat bei *b* an der *a* zugekehrten Längsseite die Lumineszenz auf und verbreitete sich über die ganze Kolonie. Bei der Versuchsordnung *A* begann das Licht in *b* am stärksten an dem *a* zugekehrten Ende, und es traten gleichzeitig deutlich bis zum distalen Ende die Leuchtorgane vieler solcher Individuen in Funktion, welche mit ihrer Ingestionsöffnung weit über die Kolonieoberfläche hervorragten. Bleibt die Reaktion in *b* aus, so läßt sie sich oft dadurch hervorrufen, daß man es vorher durch mechanische Reize zum Leuchten veranlaßt. Dann tritt nach dem Wiedererlöschen der durch das Aufleuchten von *a* hervorgerufene Reflex deutlich auf. Dieselbe Beobachtung machte Polimanti bei seinen Versuchen mit der 32kerzigen Lampe, und er meint: »Die mechanischen Reize hätten also eine dynamogene Wirkung ausgeübt, kurz, sie hätten dem Lichtreiz den Boden vorbereitet und seine Wirksamkeit erleichtert«. Der Lichtreflex läßt sich ebensogut an zerschnittenen Stücken und herauspräparierten Embryonen hervorrufen. Die Stärke und Deutlichkeit des Reflexes nimmt mit der Entfernung zwischen *a* und *b* ab. Der Effekt wird besonders deutlich durch den Versuch *C*, wo *b* in ein besonderes dünnwandiges, durch einen Glasdeckel abgeschlossenes Gefäß mit Wasser gegeben ist und so in ein größeres gesetzt wird, in welchem sich *a* befindet. Auf diese Weise können beide Stücke sehr nahe gebracht werden.

Diese interessanten Beobachtungen führten mich zur Untersuchung der Beeinflussung durch fremdes Licht. Es ergab sich, daß das tierische Licht von *Beroe ovata*, *Cestus veneris*, *Hippopodius*, *Praya maxima* und des an der Riviera häufigen *Luciola italica* ebenfalls den Reflex zustandekommen ließ. Selbst wenn kräftiges Schütteln des Behälters bei *Pyrosoma* keine Wirkung mehr zeitigte, veranlaßte vielfach das intensive Licht der Deckstücke und großen Schwimmglocken von *Praya* das betreffende Stück, sein Leuchtvermögen zu entfalten. Gleiche Wirkung hatte ein angezündetes Streichholz, brennender Phosphor, das in das Arbeitszimmer fallende Blinklicht des Leuchtturms und selbst, wenn man plötzlich die Türe der Dunkelkammer öffnete, das Tageslicht.

Es ist von verschiedenen Untersuchern andrer Leuchttiere — z. B. von Panceri für *Beroe* — behauptet worden, daß direktes Tageslicht schädigenden Einfluß auf die Leuchtkraft ausübt. Ich kann das Gleiche für *Pyrosoma* bestätigen. Mechanische Reize üben bei Tieren, welche lange dem Tageslicht ausgesetzt waren, vielfach keine Wirkung

aus, und die latente Reizzeit bei Zusatz des äußerst wirksamen Ammoniak ist bei ihnen ungleich viel größer als bei Kolonien, die gleichzeitig gefangen und dauernd in der Dunkelkammer gehalten werden. Man könnte den Einwurf machen, daß die belichtet gewesenen Kolonien durch den Transport zur Dunkelkammer mechanisch gereizt waren und deshalb zur neuen Entwicklung Erholungszeit brauchten. Indessen zeigten die Kontrolltiere, in der Dunkelkammer aufbewahrt, selbst nach kräftigen mechanischen Insulten ungleich stärkeres Leuchtvermögen. Außerdem standen die belichteten Objekte nur wenige Schritte von der Dunkelkammer entfernt. Ich möchte erwähnen, daß ich das gegenseitige Entzünden bei leuchtenden Planktoncopepoden wiedergefunden habe.



Textfig. *A—E*.

Diese Beobachtungen gestatten es uns, Schlüsse zu ziehen, wie die Fortpflanzung des Lichtes in einer *Pyrosoma*-Kolonie zustandekommt. Bereits durch Bennett und Meyen ist bekannt, daß das Licht von der gereizten Stelle aus über die ganze Kolonie hinschreitet. Polimanti kommt zu nachstehenden Schlußfolgerungen:

A.

(S. 522) »Bei der an einem Pole ausgeübten mechanischen Reizung kann das Leuchten in verschiedener Weise auftreten:

1) Zuerst am berührten und gleichzeitig auch am entgegengesetzten Pol, dann am ganzen Tier;

2) das Leuchten verbreitet sich jedoch fast immer lawinenartig von der gereizten Stelle gegen die entfernteren Stellen hin;

3) oder es kann hier und da längs der Kolonie, namentlich an der Oberfläche, auftreten und dann das Tier in toto leuchten.

B.

Wird dagegen das *Pyrosoma* statt an beiden Polen mehr oder minder stark in der Mitte gereizt, so wird es leuchten

1) an verschiedenen mehr oder weniger zahlreichen Stellen,

2) an beiden Polen,

3) oder das Leuchten verbreitet sich wellenförmig von der Reizstelle aus nach den beiden Seiten.

Das Leuchten des Tieres erfolgt zuerst an der Oberfläche und geht von hier auf das Innere über.« Für die Fortpflanzung des Reizes gibt Seeliger die Erklärung: »Da es zweifellos ist, daß die direkte Berührung die betreffenden Tiere zum Leuchten veranlaßt, läßt es sich leicht verstehen, wenn die Kloakenmuskeln eines Tieres durch den Zug der Faserstränge erregt werden.« Damit wäre auch die Angabe Pérons erklärt, daß bei den rhythmischen Kontraktionen der Kolonie der Cylinder jedesmal erglüht und wieder erlischt. Ich konnte außer an dem von den Mantelgefäßen durchsetzten Sphincter überhaupt keine Bewegungen beobachten und demzufolge auch keine rhythmischen Lichtblitze. Nicht einmal die Sphincterbewegungen sind rhythmisch, und es wird diese Membran, welche normalerweise schwach konvex in das umgebende Wasser vorgewölbt ist, bei Berührung ganz oder teilweise durch Kontraktion der Gefäßmuskeln dem Kolonielumen genähert. Das dadurch hervorgerufene Ausströmen des Wassers dient weniger zur Bewegung als zum Schutze gegen das Eindringen von Fremdlingen.

Bei v. Üxküll (1905) findet sich die Bemerkung: »Vor mehreren Jahren wurde an der zoologischen Station zu Neapel von einem jungen englischen Gelehrten die Beobachtung gemacht, daß *Pyrosoma* durch Lichtreiz zum Leuchten gebracht wurde und daß wahrscheinlich die Einzeltiere der Kolonie sich gegenseitig wie Einzelkerzen aneinander entzündeten. Eine Publikation ist mir nicht zu Gesicht gekommen. Dieses wäre eine originelle Art der Reflexübertragung.« Ich schließe mich dieser Ansicht auf Grund des Gesagten und aus folgenden Gründen an.

Von Pavesis zitierten Ergebnissen stimmen Punkt *A* 2 und *B* 3 ohne weiteres mit meiner Annahme überein. Punkt *A* 3 und *B* 1 kann ich nicht bestätigen, da ich stets Licht an der berührten Stelle auftreten sah. Freilich blitzen kurz nach deren Aufleuchten auch an andern, entfernten Stellen Lichter auf. Es sind dies ausnahmslos die

zapfenförmig weit hervorstehenden Individuen. Dies ist durchaus erklärlich, wenn wir annehmen, daß der dem Ganglion aufliegende Pigmentfleck das lichtperzipierende Organ repräsentiert. Infolge der Absorption des Lichtes der gereizten Stelle durch die Cellulose können die tiefer im Mantel liegenden entfernteren Tiere die Strahlen nicht so früh perzipieren wie die alten, weit in das Wasser hervorstehenden. Pavesis Punkt *A* 1 erkläre ich durch Krümmung der Versuchskolonien, wie man sie häufig findet. Die Resultate von *B* 2 erhielt ich nie. Polimantis Satz: »Das interessanteste ist, daß das *Pyrosoma*, wenn an einer Stelle irgendwelch mechanischer Reiz einsetzt, nicht nur an der gereizten Stelle, sondern auch an ganz entfernten Stellen leuchtend wird,« findet seine Ursache einzig und allein in der bei den betreffenden Individuen für die Lichtperzeption besonders günstigen Lage des Augenfleckes.

Freilich liegt bei dem Auftreten des Lichtes bei entfernteren Individuen noch immer die Möglichkeit vor, daß ihr Aufleuchten nur durch ihre größere Empfindlichkeit gegenüber der durch die ganze Kolonie gehenden Kontraktion der Mantelfaserzüge bedingt wird. Schon die oben erwähnte Versuchsanordnung *C* spricht dagegen; denn außer dem *a* zugewandten Ende von *b* trat der Reflex auch in dessen distal gelegenen großen Individuen auf. Weiter gewinnt diese Annahme an Unwahrscheinlichkeit durch folgende von mir angestellte Experimente.

Aus großen Kolonien wurden mit einem Skalpell Stücke völlig herausgeschnitten und vorsichtig wieder an ihre alte Stelle gesetzt (Textfig. *D*), oder ich löste lange keilförmige Stücke bis auf eine kurze Verbindung an ihrer Basis aus dem kolonialen Verbande (Textfig. *E*). Beim Fortwandern des Lichtes von der gereizten Stelle über die Kolonie hin verhielten sich die losgetrennten Stücke, wie wenn sie mit dem Ganzen allseitig verbunden wären.

Polimanti wie viele andre Untersucher von leuchtenden Organismen meint, daß die Leuchtfähigkeit als Verteidigungsmittel gegenüber andern Tieren aufgefaßt werden muß. Eine kleine Bemerkung, welche ich in Vogts (1852) populärer Schrift fand, nämlich, daß er im Darmkanale von Fischen verschluckte Feuerzapfen fand, veranlaßte mich, diese Frage in Angriff zu nehmen. Leuchtende *Pyrosoma*-Stückchen werden, nachts in die Aquarienbecken geworfen, von den auf S. 453 zitierten Fischen ergriffen und gefressen. Größere, vorsichtig derart gegebene Stücke, daß sie zunächst kein Licht zeigen, werden ebenfalls angenommen und bei dem dadurch veranlaßten Aufleuchten

nicht wieder losgelassen. Alle andern flossentragenden Aquarienbewohner suchen den leuchtenden Bissen dem Besitzer abzujagen. Auch Krabben lassen sich von leuchtenden *Pyrosoma*-Stöcken durchaus nicht in ihren Wanderungen stören. Mithin handelt es sich bei dem Leuchten von *Pyrosoma* nicht um ein Schreckmittel, da kaum andre Feinde in Betracht kommen. Eine biologische Erklärung des Leuchtvermögens ist, wie Chun (»Aus den Tiefen des Weltmeers) betont, schwierig. Die Phosphoreszenz der Pyrosomen kann infolge der geringen Eigenbewegung der Kolonie nicht dazu dienen, Artgenossen zum Zwecke gegenseitiger Befruchtung anzulocken.

Leipzig, im August 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Bancroft, Ovogenesis in Distaplia occid. (Ritter) with remarks on other species. Bull. Mus. Harvard. Vol. XXXV. Cambridge (Mass.) 1899 oder Zool. Anz. 1899.
2. — Aestivation of Botrylloides Gascoi Della Valle. Mark. Ann. Vol. art. VIII. New York. 1903.
3. — Variation and Fusion of colonies in Compound Ascidians. P. Cal. Ac. Sci. Sér. 3. Vol. III. Zool. San Franzisko 1903.
4. Bancroft and Esterly, A case of physiological polarization in the Ascidian heart. University of California publications. Zool. Vol. I. 1903.
5. P. J. v. Beneden, Recherches sur l'embryogénie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mém. de l'Acad. roy. de sc., des lettres et des beaux-arts de Belgique. T. XX. 1846.
6. E. v. Beneden et Ch. Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biol. T. VI. Paris 1887.
7. Bennett, Paper upon marine Noctilucae. Part V. Proc. of the Zool. Soc. of London. 1837.
8. — On the light emitted by a species of Pyrosoma. Proc. of the Zool. Soc. of London. Part. I. 1833.
9. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichtiere. Bd. III. Leipzig und Heidelberg 1862.
10. Bronn, Klassen und Ordnungen. Suppl. III. Tunicaten. Bearb. von Seeliger. Fortgesetzt von Hartmeyer. Pryosomen. Bearb. von G. Neumann.
11. Bonnier und Perez, Sur un nouveau Pyrosome gigantesque. Compt. rend. Paris. T. CXXXIV. 1902.
12. A. J. Carlson, The response of the hearts of certain molluscs, dekapods and tunicats to electric stimulation. Science. Vol. XVII. Nr. 431. 1903.
13. M. Caullery, Contributions à l'étude des ascidies composées. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. T. XXVII. 1895.

14. K. Chun, Aus den Tiefen des Weltmeers.
15. Cuénot, Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Arch. de Zool. exp. et gén. II. sér. T. IX. 1891.
16. E. v. Cyon, Gesammelte physiologische Arbeiten. Berlin 1888.
17. Damas, Contribution à l'étude des Tuniciers. Arch. Biol. T. XX. p. 475 à 833. 1904.
18. A. Della Valle, Recherches sur l'anatom. des ascidies composées. Arch. ital. de Biol. T. II. 1882.
19. Dogiel, Die Muskeln und Nerven im Herzen einiger Mollusken. Arch. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
20. — Die Bedingungen der automatisch rhythmischen Herzkontraktionen. Pflügers Arch. Bd. CXXXV. 1910.
21. R. Dubois, Leçons de Physiol. gén. et comparée. Paris, Carré et G. Naud. 1898.
22. — Nouvelles recherches sur la lumière physiol. chez Pholas dact. Compt. Rend. Paris. T. CLIII. Nr. 15. 1911.
23. W. Th. Engelmann, Über den myogenen Ursprung der Herztätigkeit und über automatische Erregbarkeit als normale Eigenschaft peripherer Nervenfasern. Arch. f. ges. Physiol. Bd. LXV. 1897.
24. M. Fernandez, Zur Kenntnis des Pericardkörpers einiger Ascidien. Jenaer Zeitschr. Bd. XLI. 1906.
25. A. Fröhlich, Beitrag zur Frage der Bedeutung des Centralganglions bei Ciona intestinalis. Pflügers Arch. Bd. XCV. 1903.
26. V. Gaver et P. Stephan, Sur la nature du corps flottant du péricarde de certaines Ascidies. C. R. Hebd. de la Soc. de Biol. 1907. I. (26.) Teil. Paris.
27. A. Giard, Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. Arch. de Zool. exp. et gén. T. I. Paris 1872.
28. — Contributions à l'hist. nat. des Synascidies. Ibid. T. II. 1873.
29. A. Hancock, On the anatomy and physiology of the Tunicata. Proc. Linn. Soc. Zool. T. IX. London 1868.
30. P. Heine, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Herzens der Salpen und der Ciona intestinalis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIII. 1903.
31. C. Heller, Untersuchungen über die Tunicaten des adriatischen Meeres. I. Abt. Denkschr. d. K. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. XXIV. 1874.
32. v. Hasselt, Extrait d'une lettre de v. H. datée de Buitenzorg (île de Java) le 12 aout. Ann. Sc. natur T. III. 1824.
33. Herdmann, Report upon the Tunicata collected during the voyage of Challenger during the years 1873—76. The voyage of Challenger Vol. XXVIII. 1888.
34. O. Hertwig, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Jenaer Zeitschr. Bd. VII. 1873.
35. W. Hunter, The structure of the heart of Molgula manhattensis. Anatom. Anz. Bd. XXI. 1902.
36. — Notes on the heart action of Molgula manhatt. (Verrill). Americ. Journ. of Physiol. September 1903.
37. Huxley, Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma. Philos. Transact. 1851.

38. Huxley, On the anatomy and development of Pyrosoma. Transact. Linn. Soc. Vol. XXIII. 1860.

39. M. Ide, Wie erklärt sich der Stillstand des überwärmten Herzens? Arch. f. Physiol. du Bois-Reymond. Suppl. Bd. 1892.

40. Ihle, Die Thaliaceen (einschl. Pyrosomen) der Siboga-Expedition. Siboga-Exped. Bd. LVI.d. S. 11—13. 1910.

41. Joliet, Etudes anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosoma giganteum. Paris 1888.

42. Ch. Julin, Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. LXXVI. 1904.

43. — Les embryons de Pyrosoma sont phosphorescents. 1909.

44. — Recherches sur le développement embryonnaire de Pyrosoma giganteum. Zool. Jahrb. Suppl.-Bd. XV. Bd. II. S. 775—863. 1912.

45. Keferstein und Ehlers, Zool. Beiträge, gesammelt im Winter 1859/60 in Neapel und Messina. IV. Bemerkungen über die Anatomie von Pyrosoma. 1861.

46. Ph. Knoll, Über die Herztätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. CII. 1893.

47. Korschelt und Heider, Lehrbuch d. vergl. Entwicklungsgeschichte. 1893.

48. Kruckenberg, Der Herzschlag bei den Salpen. Vergl. physiol. Studien an den Küsten der Adria. I. Abteilg. Heidelberg 1880.

49. P. Krüger, Über einige Appendikularien und Pyrosomen des Mittelmeeres. Bull. de l'Inst. Océanogr. Nr. 223. p. 1—6. 1912.

50. Lacaze-Duthiers et Y. Delage, Etudes anatomiques et zoologiques sur les Cynthiadées. Arch. de Zool. exp. et gén. II. sér. 1889.

51. — Etudes sur les Ascidies des côtes de France. Mém. de l'Acad. sc. de l'Inst. de France. 2. sér. T. XLV. Paris 1899.

52. H. de Lacaze-Duthiers, Les ascidies simples des côtes de France. Arch. de zool. exp. et gén. T. III. 1874.

53. F. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890 (Dissert.). 1890.

54. Lesueur, Mémoire sur quelques nouvelles espèces d'animaux mollusques et radiaires recueillis dans la Méditerranée près de Nice. Nouv. Bull. d. Sc. de la Soc. Philom. T. III. 1813.

55. — Mém. sur l'organisation des Pyrosomes et sur la place qu'ils semblent devoir occuper dans une classification naturelle. Nouv. Bull. de Sc. de la Soc. Philom. 1815.

56. J. Lister, Some observations on the structure and functions of tubular and cellular Polypi, and of Ascidiae. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. II. Teil. 1834.

57. J. Loeb, Einleitung in die vergl. Gehirnphysiologie und vergl. Psychologie mit bes. Berücksichtigung der wirbellosen Tiere. Leipzig 1899.

58. R. Magnus, Die Bedeutung des Ganglions bei Ciona intestinalis. Mitteilg. Zool. Station Neapel. Bd. XV. 1901.

59. M. Marey, Mémoire sur la pulsation du cœur. Physiologie expér. Travaux du laboratoire de M. Marey. Paris 1875.

60. Meyen, Über das Leuchten des Meeres. Acta Acad. Leop.-Carol. Vol. XVI. Suppl. 1834.

61. Milne-Edwards, La circulation du sang chez les Pyrosomes. C. Rend. Paris. T. X. 1840. p. 284 oder Ann. des Sc. nat. 2. sér. T. XII. (Zool.). p. 375. 1839.

62. G. Neumann, Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition. Die Pyrosomen. Bd. XII. 4. Liefg. Jena 1913.

63. Nicolai, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Salpenherzens. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiolog. Abteilg. 1. u. 2. Heft. 1908.

64. W. Pascheles, Über den Einfluß der Temperaturveränderungen auf die Tätigkeit des Froschherzens. Zeitschr. f. Heilk. Bd. XIII. 1892.

65. Panceri, Phosphorescence des animaux marins. Ann. des sciences nat. 5. sér. T. XVI. 1872.

66. — Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi. Rendic. dell'Accad. d. Sc. fis. e mat. XI. Napoli 1872.

66a. — Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi e delle foladi. Atti dell'Accad. d. Soc. fis. e mat. Vol. V. 1873.

67. Pavesi, Intorno alla circulatione del sangue nel Pyrosoma, studiata negli embryoni. Rendic. dell'Accad. d. Sc. fis. e mat. Vol. XI. Napoli. p. 25—33. 1872.

68. Péron, Mémoire sur le nouveau genre Pyrosoma. Ann. du Muséum d'hist. natur. T. IV. p. 437. 1804.

69. A. Pizon, Développement du système vasculaire colonial chez les Botryllidés. Bull. de la Soc. Philom. Paris. VIII. sér. T. III. 1890/91.

70. — Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. I. Teil. Bull. des sc. nat. Nantes. T. IX. 1899.

71. — Dasselbe II. Teil. Ibid. Nantes. T. X. 1900.

72. — Méthode d'observation des animaux coloniaux; application à l'étude de l'évolution des Tuniciers bourgeonnantes. Zoologenkongreß V. Berlin 1901.

73. — Physiologie du cœur chez les colonies de Diplosomes. Compt. rend. Paris oder Ann. de Sc. nat. (1892). 1902.

74. — Nouvelles observations sur le mécanisme de la circulation chez les Tuniciers. 6. Congr. intern. de Zool. C. R. des Séances. Bern. 1904.

75. O. Polimanti, Über das Leuchten von Pyrosoma elegans Lesueur. Zeitschr. f. Biol. München. Bd. LV. 1911.

76. Br. Radziszewski, Über die Phosphoreszenz der organischen und organisierten Körper. Liebigs Ann. d. Chemie. Bd. CCIII. 1880.

77. W. B. Ransom, On the cardiac rythm of invertebrata. Journ. of Physiol. Vol. V. Nr. IV. 1884.

78. Roule, Recherches sur les ascidies simpl. des côtes de Provence. Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. Zool. T. II. 1884/85.

79. — Recherches sur les ascidies simples des côtes de Provence. Ann. des Sc. nat. VI. sér. Zool. T. XX. 1885.

80. Salensky, Beiträge zur Embryonalentwicklung des Pyrosomen. Zool. Jahrb. Bd. IV. S. 424—477. Bd. V. S. 1—98. 1892.

81. Savigny, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. II. part. 1. fasc. Paris. II. mém. Observations sur les Alcyons à deux oscules apparents, sur les Botrylles et sur les Pyrosomes. 1816.
82. L. S. Schultze, Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. Jenaer Zeitschr. Bd. XXXV. 1901.
83. Seeliger, Zur Entwicklungsgesch. d. Pyrosomen. Jenaer Zeitschr. Bd. XXIII. S. 595—658. 1889.
84. — Die Pyrosomen der Plankton-Expedition. Ergebnisse d. Plankton-Exped. Bd. II E. b. 1895.
85. Ussow, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Tunicaten. Mém. Soc. imp. des Natur. de Moscou. T. XXIII. (Russisch !). 1876.
86. J. v. Uexküll, Leitfaden in das Studium der experim. Biologie. Wiesbaden. 1905.
87. Vogt, Zool. Briefe. Naturgesch. d. lebenden und untergegang. Tiere. Bd. I. 1851.
88. — Bilder aus dem Tierleben. Frankfurt 1852.
89. — Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. II. mém. sur les Tuniciers nageants dans la mer de Nice. Mém. de l'Inst. Génèvois. T. II. 1854.
90. Vogt und Young, Lehrbuch der praktischen vergl. Anat. Bd. II. Braunschweig 1889—1894.
91. N. Wagner, Recherches sur la circulation du sang chez les Tuniciers. Mél. Biol. tir. du Bull. de St.-Pétersbourg. T. X. p. 399—405. 1866.

Erklärung der Abbildungen.

Bezeichnungen:

Bg, Bindegewebe;
ent, Entoderm;
ect., Ectoderm;
Hz., Herz;
p.c., Pericard;
Mz., Mesenchymzellen;
Do, Dotter;
R., Herzraphe;
E.R., zur Knospe gehendes Entodermrohr;
L.R., Längsrippe;
D.z., dorsale Zellhaufen;
ä.P.e,. äußeres Peribranchialepithel;
R.z., Rückenzapfen;
K.s., Kiemenspalte;
End., Endostyl;
s.v.pr., Sinus ventralis praebranchialis;
s.v.l., Sinus ventralis lateralis;
s.v.m., Sinus ventralis medianis;
s.d.pr., Sinus dorsalis praebranchialis;
s.d.l., Sinus dorsalis lateralis;
s.d.m., Sinus dorsalis medianis;
s.per., Peripharyngealsinus;
m.g., Mantelgefäß;
s.an.d. und *v.*, dorsales und ventrales Egestionsgefäß;
s.st., Stolonensinus;
P.R., Peribranchialröhre;
G.str., Genitalstrang;
Pc.str., Pericardstrang;
N.R., Nervenrohr;
K.g., Kiemengefäß;
s.stom.gen., Sinus stomaco-genitalis;
s.stom.int., Sinus stomaco-intestinalis;
G, Ganglion;
L.o., Leuchtorgan;
Kn, Knospe;
T, Hoden;
O, Ovar.

Tafel XV.

Fig. 1. Ascidiozoid. Gesamtkreislauf.
Fig. 2. Cyathozoid. Gesamtkreislauf.

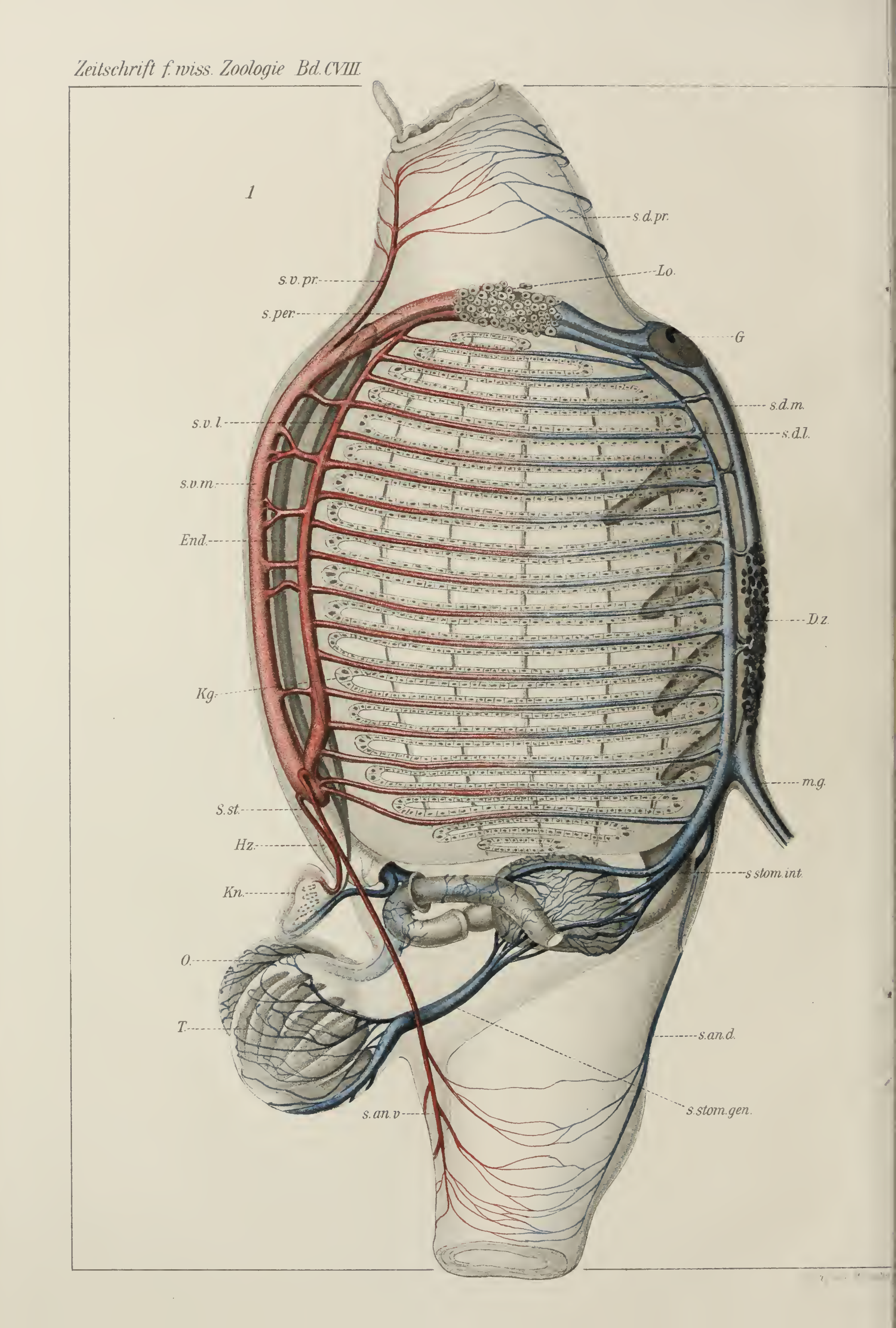
Tafel XVI.

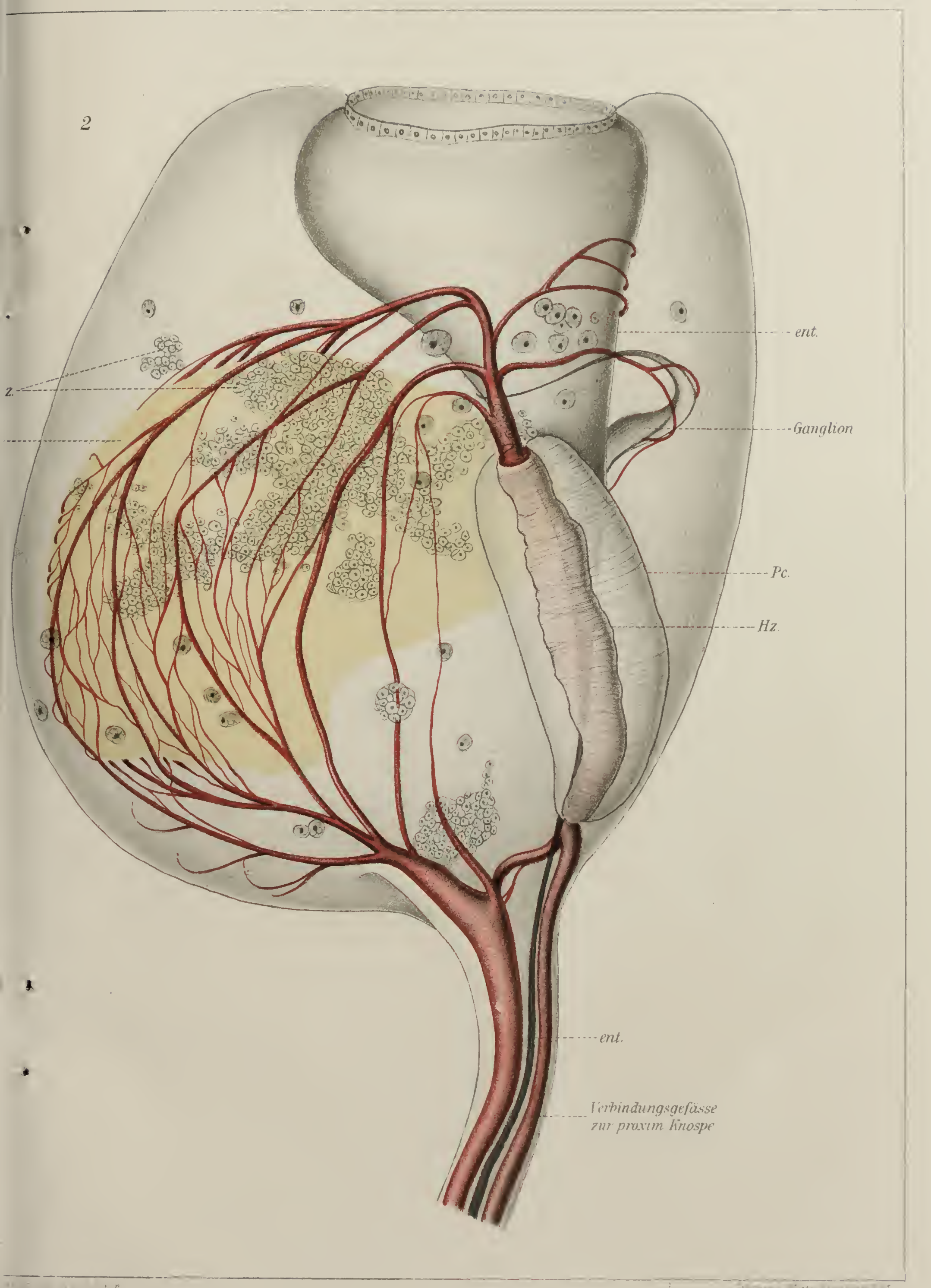
Fig. 1—9. Ascidiozoid.
Fig. 1. Schnitt durch die Ventralregion zur Darstellung der Gefäße.
Fig. 2. Schema der Endigungen der Ventralgefäße.
Fig. 3. Querschnitt durch die Dorsalregion.
Fig. 4. Querschnitt durch die Dorsalregion mit den dorsalen Mesenchymzellhaufen.
Fig. 5. Längsschnitt durch die Oesophagusendigung in den Kiemendarm, die begleitenden zwei Gefäße zeigend.
Fig. 6. Querschnitt durch ein Kiemenquergefäß mit ansetzender Längsrippe.
Fig. 7. Aufsicht auf einen Teil der Herzwand.
Fig. 8. Herzquerschnitt.
Fig. 9. Stoloquerschnitt.
Fig. 10. Cyathozoid. Querschnitt durch das Herz.

Lebenslauf.

Ich, Karl Louis Max Fritz Burghause, evangelischen Bekenntnisses, wurde am 23. November 1889 zu Zerbst in Anhalt geboren. Nach Besuch des Gymnasiums meiner Vaterstadt bezog ich Ostern 1908 die Universität Tübingen, wo ich die Vorlesungen folgender Herren Professoren besuchte: v. Blochmann, Hesse, v. Koken †, Paschen, v. Vöchting, Winkler und Wislicenus. — Vom Sommersemester 1909 ab erfuhr ich in München meine weitere Ausbildung bei den Herren Professoren und Dozenten: Birkner, v. Bayer, Doflein, v. Göbel, v. Groth, Goldschmidt, Hegi, v. Hertwig, Laue, Maas, v. Reichenbach, Rothpletz, Neumayer, Weinschenk. — An der Universität zu Leipzig studierte ich seit dem Wintersemester 1910, wo ich an den Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren und Dozenten teilnahm: Chun, Hantzsch, Miehe, Pfeffer, Steche, Wagner, Wiener und Woltereck. Allen meinen verehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen ergebensten Dank aus.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1
s.d.pr.
Lo.
s.v.pr.
s.per.
G
s.d.m.
s.v.l.
s.d.l.
s.v.m.
End.
D.z.
Kg.
m.g.
S.st.
Hz.
s.stom.int.
Kn.
O.
T.
s.an.d.
s.stom.gen.
s.an.v.


2
ent.
z.
Ganglion
Pc.
Hz.
ent.
Verbindungsgefässe zur proxim. Knospe

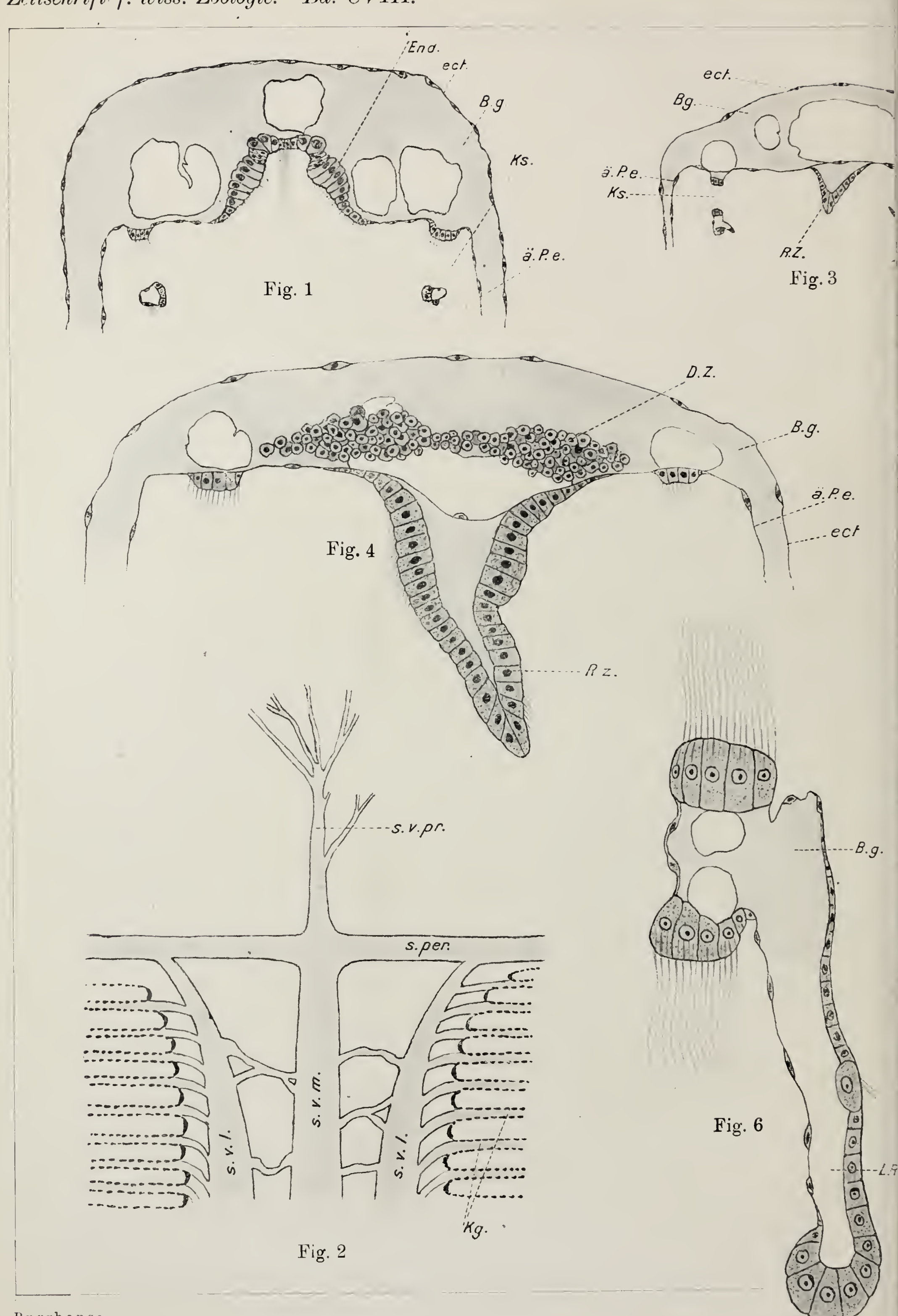


Fig. 1

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 2

Fig. 6

Burghause.

Verlag von Wilhelm

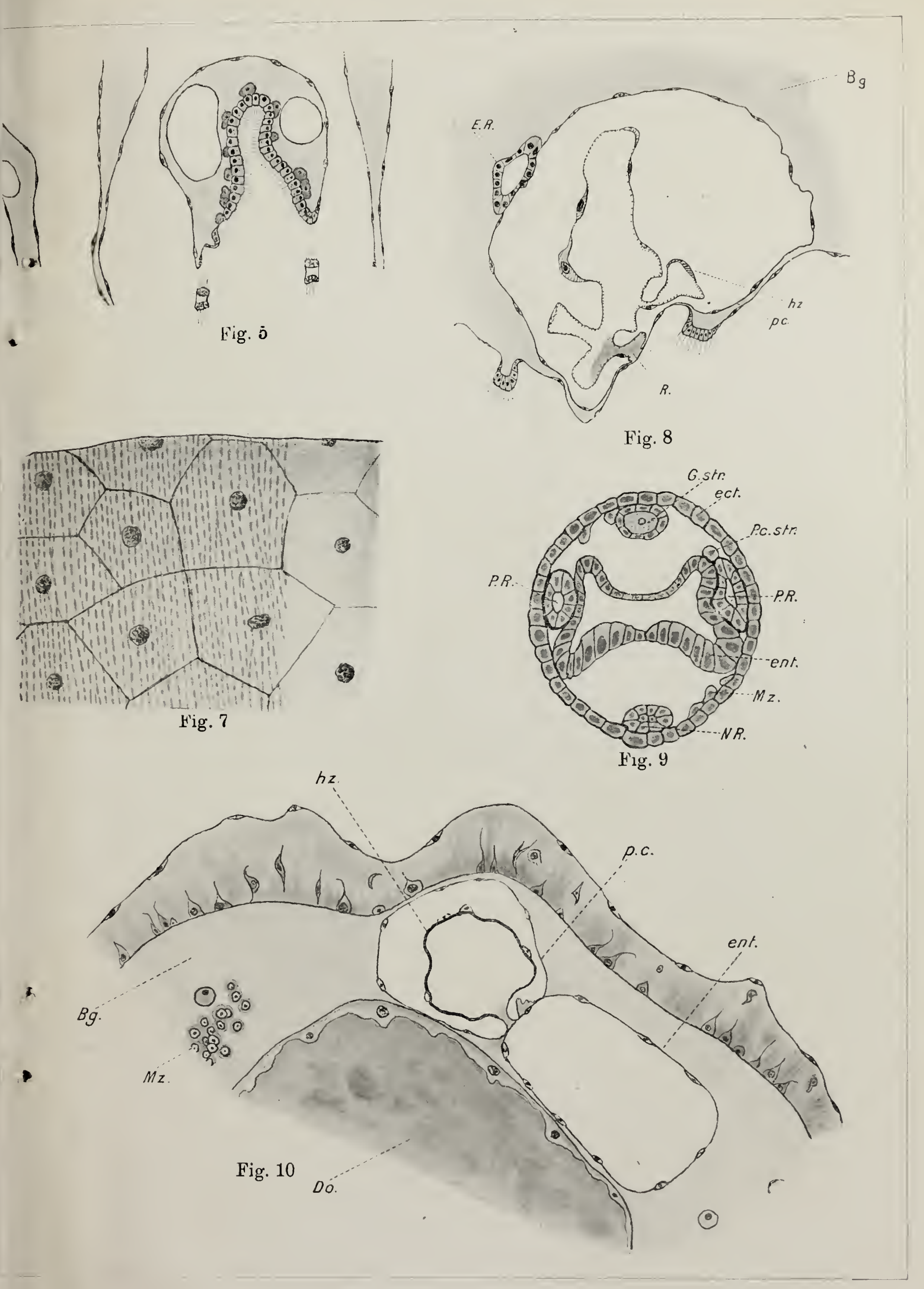


Fig. 5

Fig. 8

Fig. 7

Fig. 9

Fig. 10

lmann in Leipzig und Berlin.

